



UNIVERSIDADE FEDERAL DE PERNAMBUCO

CENTRO DE BIOCIÊNCIAS

DEPARTAMENTO DE ZOOLOGIA

PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA ANIMAL

MARIA CLARA GONÇALVES DE QUEIROZ BRITO

**DIVERSIDADE E ESTRUTURA GENÉTICA *MULTILOCI* DE *Caranx hippos*
(PERCIFORMES; CARANGIDAE): UMA ABORDAGEM REGIONAL E
TRANSOCEÂNICA**

Recife

2021

MARIA CLARA GONÇALVES DE QUEIROZ BRITO

**DIVERSIDADE E ESTRUTURA GENÉTICA *MULTILOCI* DE *Caranx hippos*
(PERCIFORMES; CARANGIDAE): UMA ABORDAGEM REGIONAL E
TRANSOCEÂNICA**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal da Universidade Federal de Pernambuco, como pré-requisito obrigatório para obtenção do título de Mestre em Biologia Animal.

Orientador: Prof. Dr. Rodrigo Augusto Torres

Recife

2021

Catálogo na Fonte:
Bibliotecário Bruno Márcio Gouveia, CRB-4/1788

Brito, Maria Clara Gonçalves de Queiroz

Diversidade e estrutura genética *Multiloci* de *Caranx hippos* (Perciformes; Carangidae) : uma abordagem regional e transoceânica / Maria Clara Gonçalves de Queiroz Brito. - 2021.

78 f. : il.

Orientador: Prof. Dr. Rodrigo Augusto Torres.

Dissertação (mestrado) – Universidade Federal de Pernambuco. Centro de Biociências. Programa de Pós-graduação em Biologia Animal, Recife, 2021.

Inclui referências e apêndices.

1. Peixes. 2. Animais aquáticos. 3. Genética animal. I. Torres, Rodrigo Augusto (orientador). II. Título.

597

CDD (22.ed.)

UFPE/CB-2021-147

MARIA CLARA GONÇALVES DE QUEIROZ BRITO

**DIVERSIDADE E ESTRUTURA GENÉTICA *MULTILOCI* DE *Caranx hippos*
(PERCIFORMES; CARANGIDAE): UMA ABORDAGEM REGIONAL E
TRANSOCEÂNICA**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal da Universidade Federal de Pernambuco, como pré-requisito obrigatório para obtenção do título de Mestre em Biologia Animal.

Aprovada em: ____/____/____

BANCA EXAMINADORA

Prof. Dr. Rodrigo Augusto Torres (Orientador)
Universidade Federal de Pernambuco

Prof. Dr. João Lucas Leão Feitosa (Examinador Interno)
Universidade Federal de Pernambuco

Prof. Dr. Fernando Fernandes Mendonça (Examinador Externo)
Universidade Federal de São Paulo

Prof. Dr. Píndaro Diaz-Jaimes (Examinador Externo)
Universidad Nacional Autónoma de Mexico

Profa. Dra. Rosângela Paula Teixeira Lessa (Suplente Interno)
Universidade Federal Rural de Pernambuco

Prof. Dr. Uedson Pereira Jacobina (Suplente Externo)
Universidade Federal de Alagoas

À minha avó Mama (*in
memoriam*), pelo amor
incondicional, dedico.

AGRADECIMENTOS

Agradeço primeiramente à toda luz existente por me guiar da melhor forma em mais um capítulo dessa jornada que é ser cientista.

Agradeço imensamente à minha mãe e primeira professora, minha avó Ivanice (*in memoriam*). Minha Mama. Todo o meu Mestrado eu te dedico. A dor da ausência é uma das piores a serem sentidas, mas sou eternamente grata por a senhora ter conseguido acompanhar todos os meus passos, até a entrada na Pós-Graduação. Obrigada por todo apoio que a senhora me deu. Por não medir esforços e me ajudar a realizar cada sonho. Por me ensinar a ler e escrever, me mostrar o valor do conhecimento e a importância do estudo. A senhora teve e sempre terá um papel crucial no ser humano que venho me tornando e essa conquista, assim como todas as outras, também é sua. Te amo e sempre sentirei sua falta.

Agradeço à minha mãe, Rozângelinha, por tudo que sou hoje. Por todo amor, carinho, paciência e apoio incondicionais, especialmente relacionado à carreira que decidi seguir. Por toda luta para que eu realizasse meus sonhos. Obrigada por ser esse ser humano de luz e por ter me dado um pouco dela. Por ser meu porto seguro em dias cinzas. Por me ensinar os verdadeiros valores da vida, com o amor e respeito acima de tudo. Amo muito você.

Agradeço à minha irmã, Ana, e minha prima (irmã), Verbi, por todo carinho, risadas, apoio, conversas. Por serem as melhores amigas, por cada conselho e “puxão de orelha”. Obrigada por todo o incentivo e pela paciência. Vocês me inspiram por serem estas mulheres grandiosas e tenho muito orgulho de fazer parte deste trio. A conquista de uma é a conquista de todas. Amo vocês.

Agradeço à minha tia e mãe, Fátima, por tudo. Obrigada por cada ajuda, risada, conversa. Por torcer tanto por mim, me incentivar a lutar pelos meus sonhos e vibrar com minhas conquistas. Amo você.

Agradeço ao meu pai, Fábio (*in memoriam*). Gostaria que você estivesse aqui para celebrarmos. Obrigada por todo amor e alegria. Guardo todos os nossos momentos no meu coração. Você me deixou com mulheres maravilhosas, e agora uma delas já está com você. Obrigada. Espero que esteja orgulhoso, pois essa vitória também é sua.

Agradeço muito a Gilberto pela amizade e companheirismo infinitos. Por ter sonhado junto comigo, comemorando cada conquista, sendo minha base ao longo desses anos. Obrigada pelo suporte em cada etapa, subindo cada degrau junto comigo até eu chegar onde estou hoje. Obrigada por, algumas vezes, acreditar mais em mim do que eu mesma. Por me ajudar a

controlar toda a minha ansiedade e não deixar que eu desabe. Essa vitória também é sua. Amo você.

Agradeço às minhas amigas maravilhosas, Mel e Lara, por viverem comigo toda a loucura chamada Graduação. Somos biólogas e seguimos juntas neste sonho louco que é ser pesquisadora no Brasil. Amo vocês, minhas najas! À Polly, por todo apoio. Obrigada, meninas, por me ajudarem de todas as formas possíveis e por me acalmarem em cada nervosismo. Serei eternamente grata à vida por ter nos unido. Vocês foram essenciais na minha jornada. Amo vocês!

Agradeço à toda equipe do LAGEA. Meu obrigada especial à Marina, minha irmã maravilhosa que o laboratório me deu. Obrigada por cada conversa que acalma, por cada conselho, cada risada, cada ida à Thorpes pra relaxar, cada gel, cada PCR. Te amo, amiga, e vou sentir muito tua falta, volte logo! À Fernanda, por servir de inspiração por ser essa mulher e profissional tão incrível. À Gabi, por toda a ajuda. À Carol, a quem vivo aperreando e pedindo informações, mas que mesmo de longe, não mede esforços pra me ajudar.

Agradeço ao meu orientador, professor Rodrigo, por toda confiança ao longo destes quase cinco anos trabalhando juntos. Obrigada por ter me apresentado o mundo da Genética da Conservação. Por me fazer pensar, por me apoiar e acreditar no meu potencial. Obrigada por ser esse profissional exemplar e por tudo que me ensinou e ofereceu.

Agradeço aos membros da banca pelo aceite em avaliar esta Dissertação. À toda equipe que compõe o Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal, com destaque para o Professor Ulisses e o secretário Manoel, pelo suporte ao longo destes dois anos. À FACEPE e pelo apoio financeiro para realização de projetos acadêmicos e pela bolsa concedida.

Agradeço à todos aqueles que, de alguma forma contribuíram para minha formação, pessoal e acadêmica, emanando boas energias. E, por fim, agradeço a mim mesma por nunca desistir. Muito obrigada!

A ciência é a busca desinteressada
pela busca objetiva a respeito do
mundo natural (Richard Dawkins).

RESUMO

O xaréu *C. hippos* é um carangídeo de grande importância econômica ao longo da sua distribuição transoceânica. Apesar do apelo econômico, a estrutura e diversidade genética, bem como aspectos bioecológicos da espécie permanecem pouco explorados. Desta forma, o presente estudo teve como objetivo investigar a estrutura e diversidade genética de *C. hippos* na costa Nordeste do Brasil, através de três marcadores: COI e região controle D-loop (mtDNA), e o íntron 1 da proteína ribossomal S7 (nuDNA), comparando os dados desta região com os disponíveis nos bancos de dados (*GenBank* e *BOLD*), em uma abordagem transoceânica. Os dados foram testados perante análises tradicionais de genética de populações e demografia histórica. Ambos os marcadores mitocondriais revelaram a presença de duas linhagens coexistentes geograficamente, tanto na abordagem regional quanto na transoceânica, com altos e significativos valores de F_{ST} par-a-par (COI: 0,94; RC: 0,84). Uma estruturação genética marcante foi observada entre Estados Unidos (Atlântico Norte) *versus* Brasil (Atlântico Sul) e Colômbia (Mar do Caribe), com altos e significativos níveis de F_{ST} par-a-par, que sugerem possível ausência de fluxo gênico entre o Atlântico Norte e as demais. Este padrão pode estar relacionado à transição entre os climas tropical-temperado das regiões. Este cenário de estruturação, permite o estabelecimento de duas unidades de manejo preliminares: 1) Atlântico Norte e Golfo do México e 2) Mar do Caribe e Atlântico Sudoeste. Para a abordagem regional, o íntron nuclear 1-S7 revelou um cenário de homogeneidade genética, que poderia sugerir um fluxo gênico mediado pelos machos. A história demográfica da espécie na região pode estar intimamente relacionada aos ciclos glaciais e interglaciais pleistocênicos. Durante os períodos de extensão das camadas de gelo, as linhagens podem ter utilizado diferentes refúgios, mantendo-se isoladas, favorecendo a fixação de mutações no material mitocondrial, que evolui muito mais rapidamente que o nuclear. Esta alopatria inicial é reforçada pelas altas distâncias genéticas (COI=2,05%; RC=29,6%) que poderia sugerir diversidade críptica caso apenas os dados mitocondriais estivessem em análise. Já durante os ciclos interglaciais, pode ter havido contato secundário entre estas linhagens, como revelado pela análise de distribuição *mismatch*. Neste período, o material nuclear pode ter recombinado, enquanto o mitocondrial não. Desta forma, a história demográfica explica a estruturação genética profunda em duas matrilineagens, atualmente simpátricas, reforçando a influência das glaciações em moldar a estrutura genética das espécies marinhas.

Palavras-chave: Xaréu. Marcadores Moleculares. História demográfica.

ABSTRACT

The crevalle jack *Caranx hippos* is a carangid of great economic importance throughout its transoceanic distribution. Despite its large economic potential, genetic structure and diversity, as well as the bioecological aspects of species, remain poorly explored. Thus, the aim of the present study was to investigate the diversity and genetic structure of *C. hippos* in Brazilian Northeast coast by analyzing three molecular markers: Cytochrome C Oxidase Subunit I (COI) and control region D-loop (mtDNA), and the first intron of S7 ribosomal protein (nuDNA), comparing this data with those available at public database (*GenBank* e *BOLD*), in a transoceanic approach. All data was tested by traditional analysis of population genetics and demographic history. All mitochondrial markers showed the presence of two geographically coexistent lineages, both in the regional and transoceanic approaches, with high and significant F_{ST} pairwise values (COI: 0.94; RC: 0.84), suggesting possible absence of genetic flow. A deep genetic structuring was found between the United States (North Atlantic) versus Brazil (South Atlantic) and Colombia (Caribbean Sea), with high and significant F_{ST} pairwise values suggesting possible absence of gene flow between North Atlantic and the other basins. This pattern may be related to the transition between the tropical-temperate climates of the regions. This scenario allows the establishment of two preliminary management units: 1) North Atlantic and Gulf of Mexico, and 2) Caribbean Sea and South Atlantic. The nuclear intron 1-S7 revealed, in the regional approach, a genetic homogeneity scenario, which could suggest gene flow mediated by males. The species demographic history in the region may be closely related with Pleistocene glacial and interglacial cycles. Over the extension period of ice sheets, the lineages may have used different refuges, remaining isolated, favoring the fixation of mutations in mitochondrial material, that evolves much faster than the nuclear regions. This initial allopatry is reinforced by the deep genetic distance (COI=2,05%; RC=29,6%), which could suggest cryptic diversity if only mitochondrial data were analyzed. During the inter-glacial cycles, there may have been secondary contact between the matrilineages, as shown by the mismatch distribution analysis. During this period, nuclear material may have recombined, while mitochondrial material may not. In this way, the demographic history explains the profound genetic structure in two matrilineages, currently sympatric, reinforcing the influence of glaciations in shaping the genetic structure of marine species.

Keywords: Crevalle jack. Molecular markers. Demographic history.

LISTA DE FIGURAS

Figura 1—	Mapa de distribuição de xaréu <i>C. hippos</i> (Modificado de IUCN – Smith Vaniz et al., 2019).....	28
Figura 2—	Evolução da taxa de captura (toneladas x 1000) de <i>C. hippos</i> ao redor do mundo (Disponível em <i>Sea Around Us</i> – Pauly et al., 2020).....	30
Figura 3—	Captura de <i>C. hippos</i> em toneladas (t) na região Nordeste do Brasil entre 1990-2007 (Dados extraídos do Boletim da Pesca, 1990-2007).....	31
Figura 4—	Sítios amostrais de <i>C. hippos</i> na costa Nordeste do Brasil (RN = Rio Grande do Norte; PE = Pernambuco; AL = Alagoas; SE = Sergipe; BA = Bahia).....	33
Figura 5—	Topologia por Inferência Bayesiana gerada com os dados de Citocromo Oxidase Subunidade I (COI; mtDNA) de <i>C. hippos</i> . Os círculos pretos representam probabilidades posteriores superiores a 90%.....	40
Figura 6—	Topologia por Inferência Bayesiana gerada com os dados da região controle D-Loop (RC; mtDNA) de <i>C. hippos</i> . Os círculos pretos representam probabilidades posteriores superiores a 90%.....	41
Figura 7—	Topologia por Inferência Bayesiana gerada com os dados do íntron nuclear S7 de <i>C. hippos</i> . Os círculos pretos representam probabilidades posteriores superiores a 90%. As diferentes cores representam as variáveis alélicas e as respectivas linhagens identificadas pelos marcadores mitocondriais (Azul – Linhagem A; Vermelho – Linhagem B).....	42
Figura 8—	Redes haplotípicas obtidas perante as sequências de COI de <i>C. hippos</i> . (A) dados aqui obtidos para a região Nordeste do Brasil; (B) dados aqui obtidos e aqueles globais da literatura de <i>C. hippos</i> . (NA = Atlântico Norte; GM = Golfo do México; CS = Mar do Caribe; SA = Atlântico Sul).....	43
Figura 9—	Rede haplotípica gerada com os dados da região controle D-loop (RC; mtDNA) de <i>C. hippos</i> no Nordeste do Brasil.....	44
Figura 10—	Rede haplotípica gerada com os dados do íntron nuclear S7 (1-S7; nuDNA) de <i>C. hippos</i> no Nordeste do Brasil.....	44
Figura 11—	Análise de estruturação populacional BAPS de <i>C. hippos</i> para COI (mtDNA). (NA = Atlântico Norte; GM = Golfo do México; CS = Mar do Caribe; SA = Atlântico Sul).....	45
Figura 12—	Análise de estruturação populacional BAPS de <i>C. hippos</i> do Nordeste do Brasil para a região controle D-loop (mtDNA). (RN = Rio Grande do Norte; PE =	

	Pernambuco; AL = Alagoas; SE = Sergipe; BA = Bahia).....	45
Figura 13—	Análise de estruturação populacional <i>BAPS</i> de <i>C. hippos</i> do Nordeste do Brasil para o íntron nuclear S7. (RN = Rio Grande do Norte; PE = Pernambuco; AL = Alagoas; SE = Sergipe; BA = Bahia).....	45
Figura 14—	Mapas de probabilidades posteriores gerados pela análise <i>Geneland</i> indicando que <i>C. hippos</i> está estruturada em dois <i>clusters</i> genéticos. Tons mais avermelhados indicam maior probabilidade de as amostras (pontos pretos) pertencerem àquela população ou <i>cluster</i> genético. Em (A) o gráfico das densidades das probabilidades obtidas para as possíveis K populações genéticas. (B) e (C) mostram as mais prováveis populações genéticas. Em (B) Cluster 1: Mar do Caribe (México, Belize e Colômbia) e Atlântico Sudoeste (Nordeste do Brasil e São Paulo); em (C) Cluster 2: Atlântico Norte Ocidental (Estados Unidos) e Golfo do México (Estados Unidos e México).....	46
Figura 15—	<i>Bayesian Skyline Plot</i> evidenciando o desvio histórico do tamanho populacional efetivo de <i>C. hippos</i> . No texto x encontra-se o tempo em anos e no eixo y o tamanho populacional efetivo (N_e). (A) COI – Região Nordeste; (B) RC – Região Nordeste; (C) COI – Linhagem A; (D) COI – Linhagem A; (E) RC – Linhagem A; (F) RC – Linhagem B.....	49

LISTA DE TABELAS

Tabela 1—	Procedência e número de amostras (N) de tecidos obtidas de <i>C. hippos</i> na costa Nordeste do Brasil.....	33
Tabela 2—	<i>Primers</i> utilizados para a amplificação do gene Citocromo Oxidase Subunidade I (COI; mtDNA) e das regiões não codificantes Região Controle D-loop (RC; mtDNA) e íntron 1 da proteína ribossomal S7 (1-S7; nuDNA).....	34
Tabela 3—	Índices de diversidade genética e testes de neutralidade para o COI e Região Controle D-loop (RC; mtDNA) e íntron 1-S7 (nuDNA) de <i>C. hippos</i>	38
Tabela 4—	AMOVA para os marcadores Citocromo Oxidase Subunidade I (COI; mtDNA), Região Controle D-loop (RC; mtDNA) e íntron 1 da proteína ribossomal S7 (1-S7; nuDNA) de <i>C. hippos</i>	47
Tabela 5—	F_{ST} par-a-par entre as bacias oceânicas e linhagens de <i>C. hippos</i> para o gene mitocondrial COI.....	47
Tabela 6—	F_{ST} par-a-par entre os sítios amostrais e linhagens de <i>C. hippos</i> para a região controle D-loop (mtDNA).....	47
Tabela 7—	F_{ST} par-a-par entre os sítios amostrais de <i>C. hippos</i> para o íntron 1 da proteína ribossomal S7 (nuDNA).....	47

LISTA DE ABREVIATURAS E SIGLAS

AL	Alagoas
BA	Bahia
BIZ	Belize
BSP	<i>Bayesian Skyline Plot</i>
CS	Mar do Caribe
COI	Citocromo Oxidase Subunidade I
CO	Colômbia
Cytb	Citocromo b
F _{ST}	Índice de Diferenciação Genética
GM	Golfo do México
IUCN	União Internacional para Conservação da Natureza
LGM	Last Glacial Maximum
MEX	México
NA	Atlântico Norte
pb	Pares de base
PE	Pernambuco
PLD	<i>Pelagic larval duration</i>
RC	Região Controle D-loop
RN	Rio Grande do Norte
SA	Atlântico Sul
SE	Sergipe
SNP	<i>Single Nucleotide Polymorphism</i>
SP	São Paulo
USA	Estados Unidos

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO.....	15
1.1	OBJETIVOS	18
1.1.1	Objetivo geral	18
1.1.2	Objetivos específicos.....	18
2	REFERENCIAL TEÓRICO	19
2.1	CONECTIVIDADE EM AMBIENTE MARINHO: COMO AS POPULAÇÕES SE ESTRUTURAM?	19
2.2	CONSERVAÇÃO DE RECURSOS PESQUEIROS: USO E IMPORTÂNCIA DOS DADOS GENÉTICOS	23
2.3	OBJETO DE ESTUDO: <i>Caranx hippos</i>	27
3	MATERIAL E MÉTODOS	33
3.1	AMOSTRAGEM, EXTRAÇÃO, AMPLIFICAÇÃO E SEQUENCIAMENTO DE DNA	33
3.2	ANÁLISE DE DADOS	35
4	RESULTADOS	38
5	DISCUSSÃO.....	50
5.1	ESTRUTURA POPULACIONAL TRANSOCÊÂNICA E DIVERSIDADE GENÉTICA DE <i>C. hippos</i>	50
5.2	ESTRUTURA POPULACIONAL REGIONAL E HISTÓRIA DEMOGRÁFICA DE <i>C. hippos</i>	52
5.3	IMPLICAÇÕES CONSERVACIONISTAS	55
6	CONCLUSÃO.....	58
	REFERÊNCIAS	59
	APÊNDICE A – BANCO DE DADOS UTILIZADOS DE <i>C. hippos</i>	75
	APÊNDICE B – AMOVA TRANSOCÊÂNICA DE COI de <i>C. hippos</i>	77
	APÊNDICE C – ANÁLISE DE DISTRIBUIÇÃO MISMATCH DE <i>C. hippos</i>	78

1 INTRODUÇÃO

O número de estudos acerca da conectividade genética, entre diferentes populações de organismos marinhos tem aumentado ao longo dos últimos anos. Estes dados são de extrema importância, uma vez que a migração se caracteriza como o mecanismo primário que orienta o fluxo gênico, e a sua magnitude influencia diretamente a estrutura das populações (Slatkin, 2018). Apesar de o ambiente marinho apresentar menos barreiras físicas ao fluxo gênico em comparação ao ambiente terrestre, a estruturação genético-evolutiva pode ser influenciada por diversos fatores como diferenças de salinidade, temperatura, correntes oceânicas, características biológicas e históricas de cada táxon (Nielsen et al., 2004; Crow et al., 2007; White et al., 2010; dos Santos Freitas et al., 2017; Silva et al., 2018; Laurrabaquio-A et al., 2019; Staveley et al., 2019; Chen et al., 2020; McKeown et al., 2020; Torrado et al., 2020; Sadeghi et al., 2021). Neste contexto, ferramentas moleculares têm se mostrado eficientes para revisão da ideia de panmixia, e diversos casos de estruturação populacional, mesmo em pequenas distâncias geográficas, vêm sendo elucidados (Santos et al., 2003, 2006; dos Santos Freitas et al., 2017; Gama-Maia & Torres, 2016; Pappalardo et al., 2017; Silva et al., 2018; Coppinger et al., 2019; Chen et al., 2020; Dou et al., 2020; Neves et al., 2020).

A identificação de estoques pesqueiros vem sendo um dos grandes desafios da ciência pesqueira e vários métodos têm sido oferecidos para melhor reconhecer tais unidades exploráveis (Punt, 2019). No geral, um estoque é definido como uma população biológica ou meta-populações, como uma porção (deme) de uma população ou ainda como múltiplas populações caracterizadas por dinâmicas particulares (Cadrin et al., 2014; Cadrin, 2020). Em termos conservacionistas, melhor gerenciar e regulamentar a pesca é uma questão complexa e difícil (Frankham et al., 2008), envolvendo diretrizes econômicas e ambientais. Por outro lado, a pressão pesqueira, na ausência de medidas regentes da sustentabilidade, pode diminuir os tamanhos populacionais efetivos, potencializando os efeitos da deriva genética e da endogamia (Allendorf et al., 2014; Pinsky & Palumbi, 2014), levando à perda de diversidade genética e, consequentemente, potencial evolutivo/adaptativo (Frankham et al., 2008, 2010). Uma vez que minimizar tais efeitos é difícil, é necessária a formulação de uma gestão pesqueira, identificando unidades de manejo independentes a fim de preservar a variação genética local, evitando a sobrepesca e a perda do potencial evolutivo (Allendorf et al., 2014; Neves et al., 2020). Tendo em vista que as unidades exploráveis (estoques) podem abrigar diferentes histórias evolutivas, elas requerem ser bem caracterizadas, a fim de que sejam manejadas de

forma igualmente distinta (Bickford et al., 2007; Rissler & Apodaca, 2007).

A família Carangidae, composta por 30 gêneros e aproximadamente 147 espécies, representa um dos grupos de peixes de maior importância ecológica e econômica, com destaque para o gênero *Caranx*. Smith-Vaniz & Carpenter (2007) revisaram o complexo de *C. hippos*, que consiste em pelo menos três espécies distintas, e descreveram uma nova espécie: *C. hippos* (Linnaeus, 1766; Atlântico Oriental e Ocidental), *C. caninus* (Günther, 1868; Pacífico), e *C. fischeri* (Atlântico Oriental, incluindo Mediterrâneo e Ilha da Ascensão). *Caranx hippos*, popularmente conhecida como xaréu, consiste em uma espécie migratória, sendo um dos carangídeos mais abundantes no Oceano Atlântico (McBride & McKown, 2000; Lawson et al., 2013). Esta espécie apresenta uma alta longevidade, podendo chegar a 19 anos, medir 124 cm, apesar de serem mais comuns os tamanhos em torno de 60 cm e peso em cerca de 32 kg (Smith-Vaniz et al., 2019).

Sua ampla distribuição pode ser associada à desova pelágica, com liberação de um grande número de ovos e longa duração do período larval (*PLD – Pelagic Larval Duration*), comum em carangídeos (Lawson et al., 2013). Considerada uma espécie pelágica e que habita ambientes oceânicos, utiliza os ambientes estuarinos como berçário durante os estágios iniciais do desenvolvimento, para onde migram em grandes cardumes (Kwei, 1978; Smith-Vaniz & Carpenter, 2007). Esta característica confere grande vulnerabilidade à espécie, uma vez que os indivíduos podem ser capturados em grandes volumes antes da maturação sexual, afetando diretamente a renovação das populações (Nóbrega et al., 2009; Altamar et al., 2015).

Além disso, a espécie se destaca como importante recurso na pesca artesanal, recreativa, industrial e de subsistência. O ápice da sua captura ocorreu nos anos 60, com destaque para o setor industrial, capturando cerca de 42 mil toneladas (Pauly et al., 2020). No mesmo ano, a Angola teve os maiores valores de captura, sem especificação do setor, de cerca de 40 mil toneladas, com uma queda considerável nos anos seguintes, chegando a 0 em 1970, o que pode ser relacionado a uma possível sobreexploração do recurso. Já no Brasil, o pico da exploração foi em 1998, com captura de cerca de quatro mil toneladas. Na região Nordeste do país, a espécie representa um dos grandes volumes de desembarcados desde os anos 90. O estado da Bahia já liderou o *ranking* da exploração na região entre 1995-2007, com uma média de 710 toneladas por ano, com pico de exploração em 1998 com 2547 toneladas, caindo para 265 toneladas em 2005. Por outro lado, os menores volumes capturados foram identificados no Piauí e no Rio Grande do Norte, com quatro e 8,75 toneladas, respectivamente (Boletim da pesca, 1995-2007).

Caranx hippos é classificada como “Least Concern” pela IUCN (*International Union for Conservation of Nature*; Smith-Vaniz et al., 2019). Apesar disso, a espécie é potencialmente vulnerável à sobrepesca regional devido à pesca de rede de arrasto, uma vez que esta arte de pesca não seleciona um tamanho mínimo a ser pescado. Assim, apesar da sua feição artesanal, tal estratégia de captura pode impor uma grande ameaça aos estoques como já observado pela literatura (Giglio et al., 2015; Santana et al., 2020), uma vez que retira da natureza indivíduos que ainda não atingiram a primeira idade de maturação sexual. Como exemplo já aqui esboçado, algumas áreas já apresentaram declínios e/ou oscilações quanto ao volume pescado e, apesar deste cenário, não existem planos de manejo específicos para *C. hippos*. Além disso, informações acerca da sua estrutura genética e/ou delimitação do estoque, essenciais para o desenvolvimento de medidas efetivas de manejo, são escassas e focadas apenas em marcadores mitocondriais, oferecendo uma visão parcial da estrutura genética da espécie. Cabe destacar que vêm sendo indicado o uso de marcadores nucleares (biparentais) em tais abordagens, diminuindo o possível viés do termo “*gene tree*”, que representa a possibilidade de reportar a evolução do locus e não da estrutura genética da espécie (da Silva et al., 2016).

No que se refere aos estudos de estruturação genética em *C. hippos*, poucos estudos atenderam à demanda de uso de procedimentos genético-moleculares para melhor identificar/caracterizar os estoques explorados. Caiafa-Hernández et al. (2018) identificaram ausência de diferenciação populacional, apesar de haver a presença de dois grupos coexistentes na região do Caribe Colombiano para dados mitocondriais (região controle D-loop e o gene Citocromo Oxidase Subunidade I – COI). Mais recentemente, Escobar et al. (2019) objetivou identificar por meio do DNA as espécies exploradas pela pesca no Caribe Colombiano (Baía de Cartagena) e identificou a ocorrência de *C. hippos* entre tais espécies. Os autores ainda identificaram um nível de variação genética alto para a espécie (0,93), além de mostrar a estruturação populacional entre as áreas amostradas da Colômbia, do Brasil e do México para dados de COI.

Apesar de todos estes estudos, ainda é muito incipiente o conhecimento sobre a amplitude geográfica da variação genética de *C. hippos* em áreas onde este é um importante recurso pesqueiro. Além disso, a ampliação das áreas amostradas do Atlântico tropical, associada à geração de dados que permitam a comparação com aqueles já existentes, permitirá avaliar de forma mais abrangente os limites e a quantidade de estoques exploráveis de *C. hippos* no Atlântico tropical. Assim, o presente estudo teve como objetivo investigar a diversidade e estrutura genético-evolutiva e populacional de *Caranx hippos*, em uma abordagem regional

(costa Nordeste do Brasil), a partir de dados *multiloci*. Com parte dos dados genéticos obtidos na região, o estudo também objetivou compará-los com aqueles disponíveis nos bancos de dados de outras regiões de ocorrência da espécie, em uma abordagem transoceânica. Além disso, nós testamos o atual *status* de conservação (“*Least Concern*”) atribuído à espécie, confrontando isso aos níveis de diversidade genética observados para a espécie até o momento. Os dados obtidos serão de fundamental importância para a futura elaboração de plano de manejo da espécie, já que não existe nenhum (Smith-Vaniz et al., 2019), a fim de evitar a sobreexploração do recurso.

1.1 OBJETIVOS

1.1.1 Objetivo geral

Investigar a diversidade e estrutura genético-evolutiva populacional de *Caranx hippos*, na costa Nordeste do Brasil, comparando os dados desta região com os disponíveis nos bancos de dados, numa abordagem transoceânica.

1.1.2 Objetivos específicos

- a) Testar a estruturação genética de *Caranx hippos*, tanto dentro da região Nordeste do Brasil quanto quando comparada a outras regiões;
- b) Testar os dados perante análises de demografia histórica;
- c) Associar os níveis de diversidade genética ao *status* de conservação da espécie;
- d) Mediante as evidências genéticas observadas, delinear possíveis estratégias conservacionistas para a espécie.

2 REFERENCIAL TEÓRICO

2.1 CONECTIVIDADE EM AMBIENTE MARINHO: COMO AS POPULAÇÕES SE ESTRUTURAM?

O ambiente marinho é conhecido como aberto, com populações estruturadas em metapopulações, onde o movimento/troca de indivíduos entre diferentes populações mantém a conectividade entre elas (Cowen & Sponaugle, 2009). O grau de conectividade populacional tem consequências genéticas e demográficas (Sheaves, 2009; Frisk et al., 2014). A conectividade genética reflete o quanto o fluxo gênico influencia a história evolutiva das populações. Já a conectividade demográfica reflete o impacto da conexão populacional sobre as taxas de crescimento e declínio da mesma (Lowe & Allendorf, 2010; Dubois et al., 2016). Seja do ponto de vista genético ou demográfico, um conhecimento claro acerca da conectividade e, conseqüentemente, da estruturação das populações é de extrema importância para a manutenção da biodiversidade e elaboração de planos de manejo efetivos (Palumbi, 2003; Cowen et al., 2006).

Além da ausência de grandes barreiras físicas ao fluxo gênico, quando comparado ao ambiente terrestre e de água doce, características biológicas de muitos táxons marinhos reforçam a ideia de panmixia em ambiente marinho (Palumbi, 1992; Selkoe et al., 2014; 2016). Apesar de o poder dispersivo ser, muitas vezes, limitado na fase adulta, com exceção das espécies pelágicas, muitos táxons possuem histórias de vida que incluem estágios iniciais de desenvolvimento potencialmente dispersivos (Cowen et al., 2006). Para isto, as correntes oceânicas desempenham um papel chave, transportando ovos e larvas, promovendo a conexão entre longas distâncias (Cowen et al., 2006). Além disso, o longo período de duração larval (*PLD – Pelagic Larval Duration*) presente em muitas espécies marinhas é bastante associado com a alta conectividade e conseqüente homogeneização das populações, apesar de não ser uma regra (Bradbury et al., 2008).

O grau de conectividade e o fluxo gênico são os principais *drivers* da dinâmica populacional, moldando os padrões da estrutura genética das populações marinhas. Desta forma, determinam até que ponto uma população pode ser considerada uma única unidade (Cowen et al., 2000; Hauser & Carvalho, 2008; Slatkin, 2018). Apesar de muitos fatores contribuírem para a homogeneidade, a estruturação populacional de táxons marinhos pode ser promovida por correntes oceânicas, zonas de convergência de correntes e giros oceânicos

(Machado-Schiaffino et al., 2010; White et al., 2010; Borrero-Perez et al., 2011; McKeown et al., 2020), diferenças de temperatura (diferenciação genética entre zonas frias e quentes; Crow et al., 2007; Lehnert et al. 2019; Staveley et al., 2019; Torrado et al., 2020), gradientes de salinidade (Nielsen et al., 2004; Sadeghi et al., 2021), características comportamentais de cada espécie (filopatria, residência, e baixo potencial dispersivo; de Campos Telles et al., 2011; Secor, 2015; Flowers et al., 2016; Silva et al., 2018; Day et al., 2019; Félix-Lopez et al., 2019; Laurrabaquio-A et al., 2019; Faria et al., 2020) ou ainda eventos históricos como as glaciações pleistocênicas (oscilações no nível e temperaturas do mar; Shen et al., 2011; Chen et al., 2020; Zhao et al., 2020). Neste contexto, o paradigma da panmixia em ambiente marinho vem sendo revisto e o número de estudos sobre os padrões de conectividade das espécies tem aumentado revelando, inclusive, casos de estruturação populacional entre pequenas distâncias geográficas (Wilson et al., 2019; Lehnert et al., 2019).

Investigando as populações de *Menticirrhus americanus* (peixe betara) ao longo da costa da América do Sul, dos Santos Freitas et al. (2017) observaram evidências de estruturação genética. Utilizando dados da região controle mitocondrial, observaram que *M. americanus* é composta por três grupos: Norte e Nordeste do Brasil, Sul e Sudeste do Brasil, e Uruguai. Apesar de a estruturação dos grupos brasileiros ser baixa à alta (F_{ST} variando entre -0,003 e 0,446, sendo maiores entre populações de grupos distintos) e compartilhamento de três haplótipos, há diferenciação genética muito alta e significativa entre os betaras do Brasil e do Uruguai, com um F_{ST} médio de 0,83. O padrão filogeográfico pode estar associado à presença de duas barreiras ao fluxo gênico: a cadeia de montanhas de Vitória-Trindade, no Espírito Santo, separando parcialmente os dois grupos brasileiros; e a zona de convergência entre as correntes do Brasil e das Malvinas.

Em 2019, Mattos et al. realizaram um estudo de filogeografia comparada entre duas espécies de crustáceos com estratégias de vida completamente distintas. Enquanto *Ocypode quadrata* (caranguejos fantasma) apresenta um extenso período de duração larval (cerca de três meses), *Excirolana braziliensis* (isópode) possui um desenvolvimento direto. Com amostras coletadas ao longo da costa brasileira, utilizando o gene mitocondrial 16S, *E. braziliensis* foi dividida em quatro linhagens, com limites de distribuição relacionados à transição de correntes tropical-subtropical. Já *O. quadrata* apresentou baixa diferenciação, mesmo ao longo de cerca de 7 mil km. O estudo relaciona dois mecanismos de estruturação populacional: fatores abióticos (temperatura e correntes oceânicas) e características biológicas de cada táxon, o que reforça, mesmo em espécies co-distribuídas, padrões distintos de estruturação populacional.

Dou et al. (2020) investigaram a estrutura genética de *Cistopus indicus*, espécie de polvo amplamente explorada, ao longo da costa Sul e Leste da China. Utilizando dados do marcador mitocondrial citocromo b (Cytb), os autores identificaram a presença de duas linhagens ao longo das duas regiões analisadas. No geral, valores altos e significativos de F_{ST} foram observados, mesmo em curtas distâncias geográficas, sendo maiores entre populações de linhagens distintas. As costas de Shacheng e Whenzhou, Norte da China, apesar de serem separadas por apenas 1700 km, aproximadamente, apresentaram um valor moderado e significativo de F_{ST} de 0,09457, indicativo de diferenciação genética. A estrutura populacional de *C. indicus* foi associada ao baixo potencial dispersivo da espécie, sendo importante para futuros planos de manejo.

Recentemente, Neves et al. (2020) investigaram a estrutura genética de *Spondyliosoma cantharus*, espécie de pargo amplamente explorada, ao longo do Atlântico Norte Oriental, Mar Mediterrâneo, Golfo da Guiné e Cabo Verde. Utilizando Cytb (mtDNA) e o íntron nuclear da proteína ribossomal S7, valores de F_{ST} altos e significativos foram encontrados entre as diferentes localidades para ambos os marcadores, sem estruturação dentro de cada uma delas. A estruturação populacional foi relacionada com as oscilações da temperatura e do nível do mar ocorridas durante as glaciações pleistocênicas, a partir do uso de diferentes refúgios, originando linhagens distintas.

Além dos fatores citados acima, a estruturação e diferenciação populacional no ambiente marinho pode ser promovida por diferenças sazonais (e.g. temperatura, salinidade, duração do dia) que ocorrem no ambiente, associadas a características ecológicas de cada táxon (e.g. períodos de desova, migrações sazonais). Kovach et al. (2010) estudaram a estrutura genética de *Gadus morhua* na costa dos Estados Unidos e diferenças genéticas sazonais e espaciais foram observadas utilizando SNPs (*Single Nucleotide Polymorphism*) e microssatélites, em três grupos distintos. A desova da primavera, chamada de grupo Norte, abrangendo amostras do Golfo de Maine e Massachusetts; desova do inverno, chamada de grupo Sul, abrangendo amostras do Golfo de Maine e *Cape Code*; e a desova do inverno tardio, chamada também de grupo norte, abrangendo amostras do Golfo de Maine e *George Banks*. Observando os grupos, pôde-se observar sobreposição espacial, com diferenciação genética sutil mas significativa entre as desovas (F_{ST} médio = 0,0085), mesmo dentro da mesma baía (Golfo de Maine) em estações reprodutivas distintas.

Em 2015, Rosser (2015) encontrou um padrão similar investigando a estrutura genética de *Acropora samoensis*, espécie de coral, nos mares da Austrália. A espécie possui dois períodos de desova sazonais, sendo um durante a primavera e outro durante o outono, sendo coletadas amostras em cada um destes períodos. Utilizando 13 loci de microssatélites, a região controle mitocondrial, e os íntrons nucleares PaxC e Calmodulina, valores de F_{ST} altos e significativos entre as duas coortes reprodutivas foram observados para todos os marcadores, com exceção da região controle. Para os microssatélites, a análise de estruturação revelou um $K=2$ populações, congruentes com os dois períodos reprodutivos. Dada a discordância entre os marcadores, o autor sugere que o isolamento reprodutivo não é completo, mas que os dois períodos de desova representam potenciais espécies crípticas dentro da espécie nominal *A. samoensis*.

Para o arenque *Clupea harengus*, alguns estudos já demonstram que a estruturação populacional é relacionada com os períodos de desova da espécie, que ocorre durante a primavera e o outono. Lamichhaney et al. (2017) sequenciaram todo o genoma da espécie para investigar os padrões de estruturação através de *SNPs* (*Single Nucleotide Polymorphism*) ao longo dos dois lados do Atlântico Norte e Mar Báltico. No geral, os agrupamentos ocorreram por sítio amostral, com cada período de desova formando um grupo único, apesar de amostras de diferentes períodos de desova serem mais similares entre si que quando comparadas ao mesmo período em uma localidade distinta. Foi observada uma maior associação de três genes com o padrão de estruturação sazonal observado, sobrepostos em todas as localidades, com diferenças associadas à pressão da seleção natural: TSHR (*Thyroid-Stimulating Hormone Receptor*), SOX11 (*SOX 11 Transcription Factor*), e Calmodulina. Estes genes estão relacionados à regulação do fotoperíodo e podem estar associados às diferenças na duração do dia que ocorrem ao longo das estações. Kerr et al. (2019) encontraram padrão similar utilizando amostras do Canadá e, em uma análise temporal (2005 e 2014), observaram a manutenção do padrão de estruturação ao longo do tempo.

Além de moldar a estruturação populacional, o fluxo gênico é um fator chave que atua no aumento e manutenção da diversidade genética. Uma vez que a diversidade genética é o material em que a seleção natural atua, representa o potencial adaptativo das populações (Frankham et al., 2008). Desta forma, entender o grau de conexão das populações, bem como os mecanismos que atuam na sua estruturação é de extrema importância para a conservação e manutenção da biodiversidade.

2.2 CONSERVAÇÃO DE RECURSOS PESQUEIROS: USO E IMPORTÂNCIA DOS DADOS GENÉTICOS

A perda da biodiversidade em ambientes aquáticos está entre os problemas mais sérios da atualidade, entretanto, pouco se sabe acerca da extensão da perda dessas espécies (Moyle & Leidy, 1992; Allendorf et al., 2014). Ao longo dos últimos anos, os recursos marinhos, especialmente espécies de peixes, têm estado cada vez mais sujeitos à sobre-exploração, práticas de pesca destrutivas e degradação ambiental (Martínez-Candela et al., 2020). Apesar de representarem cerca de 15% de toda a proteína animal consumida, estima-se que cerca de 60% dos estoques pesqueiros estejam sobre-explotados (FAO, 2012). Em termos genéticos, tais práticas reduzem o tamanho efetivo das populações, potencializando cruzamentos consanguíneos, efeitos da deriva genética e, conseqüentemente, reduzindo a diversidade genética (Allendorf et al., 2014; Pinsky & Palumbi, 2014). Tais mudanças genéticas causadas pela sobre-exploração aumentam os riscos de extinção e reduzem a resiliência das espécies (Walsh et al., 2006).

A diversidade genética se caracteriza como o material de ação da seleção natural, representando, portanto, o potencial evolutivo e o grau de resiliência que as espécies têm de persistir diante das pressões ambientais (Frankham et al., 2002; Allendorf et al., 2008). A manutenção da diversidade genética está intimamente relacionada ao tamanho populacional efetivo, ou seja, o número de indivíduos que efetivamente contribuirão para a manutenção ou incremento da variação genética nas gerações subsequentes (Allendorf et al., 2014). Populações grandes, naturalmente exogâmicas e com intenso fluxo gênico, tendem a abrigar maiores níveis de diversidade genética (Frankham et al., 2002; 2008). Grande parte das espécies marinhas se encaixam neste perfil, levantando a ideia de que gargalos genéticos e perda de variação genética por deriva genética poderiam ser raros (Beverton, 1990; Waples, 1998; Hauser et al., 2002).

Entretanto, Pinsky & Palumbi (2014) evidenciaram um cenário distinto. Através de uma metanálise comparando os níveis de diversidade genética a partir de *loci* microssatélites entre espécies/populações exploradas e não exploradas próximas filogeneticamente (congenéricas ou da mesma família), que deveriam apresentar níveis similares de diversidade, diferenças claras foram observadas. Compilando dados de 140 espécies, onde 32 possuíam dados de populações sobre-explotadas e 108 foram utilizadas como controle (sem dados de sobre-exploração), foi evidenciado que populações/espécies exploradas possuíam uma riqueza alélica entre 9,5 % e 11,7% menor que aquelas não exploradas. A dourada, *Pagrus auratus*, apresentou 10,2

alelos/locus, valor dez vezes menor que outros *Pagrus* não explorados (20,9 alelos/locus). Além disso, foi observado que a pesca reduz o tamanho efetivo das populações, potencializando a ação da deriva genética. Os dados ainda comprovaram que, em peixes marinhos, esta força evolutiva é forte o suficiente para remover alelos, incluindo aqueles que podem ser cruciais para o processo de adaptação das espécies às mudanças nas condições ambientais.

Regulamentar a pesca é uma questão complexa e difícil, envolvendo diretrizes ambientais e econômicas (Frankham et al., 2008; Allendorf et al., 2014). Apesar de as consequências deletérias desta prática terem sido comprovadas por Pinsk & Palumbi (2014), não é possível evitá-las, de modo que a chave para minimizar tais efeitos consiste em um plano de manejo efetivo (Allendorf et al., 2014). Estes autores recomendam duas abordagens: (a) quantificar até quanto pode ser pescado para que não haja mudanças na variação genética, através de simulações empíricas e (b) monitorar as mudanças genéticas ao longo do tempo, através da comparação de dados antes e depois. Além disso, pesquisas vêm reforçando que o primeiro passo para o desenvolvimento de planos de controle de pesca é a caracterização genética das espécies e definição de estoques (Cadrin, 2014; Cadrin et al., 2020).

Desta forma, é importante quantificar os níveis de diversidade genética das espécies, avaliar se suas populações representam uma única unidade, buscando elucidar os mecanismos ecológicos e evolutivos que moldam sua estrutura, investigando o grau de conectividade entre elas (Ryman et al., 1995; Frankham et al., 2008; Allendorf et al., 2008; Veríssimo et al., 2017; Domingues et al., 2018a; Díaz-Jaimes et al., 2020; Pinhal et al., 2020). Este tipo de informação é crucial para um manejo efetivo, uma vez que o principal objetivo da Biologia da Conservação é a manutenção da diversidade genética, de modo que populações e/ou estoques que representam diferentes *pools* genéticos requerem, portanto, práticas de manejo distintas (Frankham et al., 2010). Apesar da relevância, este tipo de informação é raramente incluída durante a formulação dos planos de manejo, que são, em sua maioria, baseados na ideia de panmixia (Pampoulie et al., 2006). Entretanto, há um esforço recente para a integração destes dados à conservação das espécies marinhas (FAO, 2018).

Para fins conservacionistas, o uso de marcadores moleculares associados às ferramentas de análises genéticas têm ampla empregabilidade. A região barcode, representada pelo gene mitocondrial Citocromo Oxidase Subunidade I (COI), é capaz de identificar grande parte das espécies de peixes marinhos e de água doce, diferenciando até mesmo espécies próximas (Ward et al., 2005; Lakra et al., 2011; Bingpeng et al., 2018; Rabaoui et al., 2019; Ali et al., 2020;

Shan et al., 2021). Entre os marcadores mitocondriais codificadores de polipeptídeos, é o que apresenta menor taxa mutacional, sendo muito conservado entre as espécies, podendo ser utilizado para a detecção de fraudes de mercado, especialmente a comercialização de espécies em perigo ou ameaçadas de extinção (Barbutto et al., 2010; Veneza et al., 2018; Hellberg et al., 2019; Calegari et al., 2020), identificação de espécies a partir de ovos e larvas (Hubert et al., 2008; Leyva-Cruz et al., 2016; Ashiq Ur Rahman et al., 2019; Hou et al., 2020; Kerr et al., 2020; Lima et al., 2020), detecção de diversidade críptica (Luz et al., 2015; Machado et al., 2017a; Healy et al., 2018; Li et al., 2019; Jacobina et al., 2020; Wang et al., 2020). Quanto às investigações de fenômenos populacionais, marcadores com taxas evolutivas mais rápidas se tornam mais interessantes, uma vez que seriam mais sensíveis a eventos recentes (Avise, 2000; Neves et al., 2020). Para isso, as regiões mitocondriais são muito interessantes, uma vez que apresentam uma taxa mutacional de 5 à 10 vezes maior que o material nuclear, além da ausência de recombinação (Avise, 2000; Hartl & Clark, 2010; Dou et al., 2019). Dentre elas, a região controle D-loop é uma das mais utilizadas, cuja hipervariabilidade já foi documentada para peixes tropicais e neotropicais (McMillan & Palumbi, 1997; Freitas et al., 2017; Abreu et al., 2020; Bignotto et al., 2020; Liedke et al., 2020).

Apesar de os marcadores mitocondriais serem evolutivamente mais variáveis, são regiões de origem materna, de modo que utilizar apenas este tipo de informação revela a história de apenas um caminho evolutivo: o da herança materna (Avise, 2000). A fim de diminuir o viés do “*Gene Tree*” e aumentar a robustez dos resultados, o uso de regiões mitocondriais e nucleares conjuntamente se torna atraente, dado que conta a história genealógica de forma mais completa tanto de espécies (“*Species tree*”) como também de suas populações (Haney et al., 2010; da Silva et al., 2016; McKeown et al., 2020; Andrade et al., 2021; Cheng et al., 2021). Dentre os marcadores nucleares, os mais utilizados para investigar questões de história genealógica em termos intraespecíficos são as regiões intrônicas de genes que, por serem regiões não codificantes, são mais variáveis (Segatto et al., 2017). Desta forma, abordagens *multiloci* são muito úteis em estudos de manejo e conservação das espécies, auxiliando na delimitação de estoques que devem ser manejados como uma ou diferentes unidades, e definição de prioridades de manejo.

Em um estudo de populações de *Epinephelus andersoni*, um serranídeo endêmico e amplamente explorado entre de Moçambique e África do Sul, Coppinger et al. (2019) elucidaram os padrões de diferenciação genética através de dados mitocondriais, representados pela região do Citocromo b (Cytb) e nucleares, utilizando o primeiro íntron da proteína

ribossomal S7. A partir destes dados, nenhum padrão de estruturação claro foi encontrado, apesar dos níveis de F_{ST} moderados a altos entre alguns sítios amostrais para sequências do íntron S7. Como a espécie é manejada de forma diferencial ao longo da sua distribuição, é necessário uniformizar as estratégias de manejo, considerando apenas um único estoque de *E. andersoni*. Porém, diferenças regionais não devem ser ignoradas e devem ser investigadas utilizando marcadores com maior taxa de variação.

Chen et al. (2020) investigaram a estrutura populacional da carpa *Megalobrama terminalis* no Mar da China. A partir de uma abordagem *multiloci*, utilizando dados mitocondriais (gene Citocromo b e a região controle D-loop) e nucleares (segundo gene de ativação da recombinação, gene da cadeia da miosina, íntron 1 da proteína ribossomal S7), identificaram 3 e 2 grupos, respectivamente, geograficamente relacionados. Apesar da diferenciação ser fraca, requer atenção para futuros planos de manejo. Além disso, as populações de YC (Yunan, Zhaoqing, Guangdong) e QH (Qionghai, Hainan), foram as mais diferenciadas, sem compartilhamento de haplótipos com as demais, e as que apresentaram os menores índices de diversidade genética, potencializando os riscos de extinção local. Isso reforça a necessidade de atenção para estas populações em estratégias de conservação.

Em *Spondyllosoma cantharus*, uma espécie de pargo, McKeown et al. (2020) identificaram uma profunda diferenciação genética, utilizando uma abordagem *multiloci* com dois marcadores mitocondriais (COI e região controle d-loop) e 4 loci de microssatélites. Três grupos geograficamente relacionados foram encontrados: Atlântico Sul Oriental (Angola), Atlântico Norte Oriental (Portugal e Reino Unido) e Mediterrâneo (Turquia). A alta divergência entre os grupos indicam possível diversidade críptica, revelando parafilia dentro da espécie nominal *S. cantharus*. Além disso, uma amostra coletada na Itália foi mais relacionada ao clado do Atlântico Norte Oriental, indicando contato secundário entre as linhagens. A espécie representa um importante recurso pesqueiro em sua área de ocorrência, de modo que estes resultados são de extrema importância para otimizar as estratégias de manejo. Para resolução do *status* taxonômico, os autores indicam o uso de uma abordagem integrativa com dados morfológicos e outros marcadores.

Discordâncias entre os padrões revelados por marcadores mitocondriais e nucleares são frequentes. No geral, tais diferenças podem ser associadas às diferenças nas taxas evolutivas, estando o DNA nuclear mais sujeito ao *Incomplete Lineage Sorting*, coalescendo até 4 vezes mais devagar que o material mitocondrial (Towes & Blasford, 2012). Entretanto, também

podem refletir comportamentos ecológicos dos machos e fêmeas de cada espécie, como filopatria e/ou tendência de dispersão por um dos sexos (Prugnolle & DeMeeus, 2002; Green et al., 2018; Day et al., 2019; Laurrabaquio-A et al., 2019; Roycroft et al., 2019; Pinhal et al., 2020), e respostas diferenciais aos eventos históricos (Després, 2019). Para planos de manejo, o entendimento destes padrões comportamentais é de suma importância (Roycroft et al., 2019).

2.3 OBJETO DE ESTUDO: *Caranx hippos*

A família Carangidae (ordem Perciformes) representa um dos grupos de peixes de maior importância ecológica, onde desempenham um importante papel como predadores vorazes, e econômica, tanto na pesca comercial quanto esportiva e artesanal (Demerau et al., 2017; Duarte et al., 2017). É composta por 30 gêneros e aproximadamente 147 espécies distribuídas nos mares tropicais e subtropicais, ocorrendo também em águas temperadas, ao longo do Oceano Atlântico, Índico e Pacífico (Lawson et al., 2013). Consiste em um grupo altamente diverso no que tange formas do corpo, com tamanhos que variam de pequenos a grandes (cerca de 190 cm – *Seriola durmerili*; Nelson et al., 2016), o que é refletido em uma ampla variedade de estratégias de vida. Grande parte de suas espécies vivem em grandes cardumes, podendo possuir hábitos pelágicos ou demersais (FAO, 2020). São nadadores ativos e, apesar de serem predominantemente oceânicos, muitas espécies são conhecidas por utilizar os ambientes estuarinos durante os estágios iniciais de vida (Nelson et al., 2016). Para determinados grupos de carangídeos, as relações taxonômicas não são bem definidas, sendo comuns mudanças na nomenclatura e reorganização dos táxons em novos grupos (Reed et al., 2002; Smith-Vaniz & Carpenter, 2007). No Brasil, a família possui grande valor comercial, com destaque para o gênero *Caranx*, representados no país por cinco espécies: *C. crysos* (Mitchill, 1815), *C. ruber* (Bloch, 1793), *C. hippos* (Linnaeus, 1766), *C. latus* (Agassiz, 1831), e *C. lugubris* (Poey, 1860) (Duarte et al., 2017). Na região Nordeste do país, *C. hippos* representa um dos grandes volumes de desembarcados, juntamente com *C. latus* (de Nóbrega & Lessa, 2007).

Caranx hippos, popularmente conhecida como xaréu no Brasil e *crevalle jack* nos Estados Unidos, consiste em um recurso amplamente explorado ao redor do mundo. É uma das espécies de carangídeos mais abundantes do Oceano Atlântico, ocorrendo no Atlântico Ocidental desde o sul de Massachusetts, ao longo da costa dos Estados Unidos, Bermudas, Bahamas, ao longo do Golfo do México, no Mar do Caribe, de Cuba até as Ilhas Virgens, e ao longo da costa da América Central e América do Sul, do México até o Rio da Plata, no Uruguai

(Smith-Vaniz et al., 2019). No Atlântico Oriental, sua distribuição inclui as ilhas de Cabo Verde, Ascensão e Santa Helena (Friedlander et al., 2014; Figura 1). Até 2007, espécimes coletados no Mar Mediterrâneo eram considerados como *C. hippos*. Entretanto, Smith-Vaniz & Carpenter (2007) revisaram este complexo, indicando que, na verdade, existem em pelo menos três espécies distintas agrupadas dentro de *C. hippos* nominal, e descreveram uma nova espécie: *C. hippos* (Linnaeus, 1766; Atlântico Oriental e Ocidental), *C. caninus* (Günther, 1868; Pacífico), e *C. fischeri* (Smith-Vaniz, 2002; Atlântico Oriental, incluindo Mar Mediterrâneo e Ilha da Ascensão).



Figura 1. Mapa de distribuição de xaréu *C. hippos* (Modificado de IUCN – Smith-Vaniz et al., 2019).

Sua distribuição transoceânica pode ser associada à desova pelágica, com liberação de um grande número de ovos pequenos e flutuantes, além do longo período de duração larval (*PLD – Pelagic Larval Duration*), comum em carangídeos (Lawson et al., 2013). Apresenta uma alta longevidade, podendo chegar a 19 anos, medir 124 cm, sendo mais comuns tamanhos em torno de 60 cm, e podem pesar cerca de 32 kg (Schneider, 1990; Smith-Vaniz et al., 2019). Consiste em uma espécie carnívora e predominantemente piscívora, com os adultos se alimentando basicamente de outros peixes e espécies de Clupeidae, Carangidae, Sparidae e Trichiuridae são as mais frequentes em seu conteúdo estomacal (Saloman & Naughton, 1984). Já a dieta dos juvenis consiste em larvas de decápodes, especialmente os da família Penaeidae, e de outros peixes (Kwei, 1978; Saloman & Naughton, 1984). A espécie parece seguir um ritmo diurno de alimentação em ambos os estágios de vida, uma vez que o número de estômagos

vazios foi maior durante a noite que durante o dia, e os adultos têm sua distribuição fortemente influenciada pela disponibilidade de alimentos (Kwei, 1978).

Apesar de ser uma espécie pelágica, que habita predominantemente zonas oceânicas e costeiras, como todas do gênero *Caranx*, com adultos preferindo águas mais profundas, podem ser encontrados em ambientes estuarinos (Lawson et al., 2013; Bonecker et al., 2014; Nelson et al., 2016). Estes ambientes oferecem condições ideais para o desenvolvimento dos juvenis de muitas espécies, como ausência de predadores, recursos em abundância, oferecendo pouca competição, além de boas condições para o rápido crescimento (Haedrich, 1983; Miller et al., 1985). Em *C. hippos* não é diferente e os indivíduos utilizam estes ambientes como berçários durante os estágios iniciais de vida e, ao longo da sua ontogenia, mostram mudanças no seu hábito alimentar, quando se destinam para as águas oceânicas (Caiafa-Hernández et al., 2011). Durante a época reprodutiva, migram em grandes cardumes em direção à costa. Estudando populações de Bocas de Ceniza (Caribe colombiano), Posada & Sandoval (2007) concluíram que a espécie cumpre um ciclo reprodutivo anual com dois períodos de desova, sendo um entre janeiro-fevereiro (estação seca) e outro entre junho-julho (estação chuvosa). Já na Flórida (Atlântico Norte), a desova parece ocorrer entre abril-junho (Smith-Vaniz et al., 2019). Entretanto, uma caracterização mais detalhada acerca dos aspectos reprodutivos e biológicos da espécie permanece pouco explorada.

Quanto à importância econômica, *C. hippos* se caracteriza como um importante recurso na pesca artesanal, recreativa e comercial/industrial ao longo de toda sua área de distribuição geográfica (Figura 2). No setor industrial, os maiores volumes capturados foram nos anos 60 com cerca de 42,7 mil toneladas, oscilando nos anos seguintes até atingir a marca de 4,39 mil toneladas em 2015 (Pauly et al., 2020). O setor artesanal manteve valores estáveis entre 1950 e 2016, com uma captura média de 1,45 mil toneladas por ano. Em escala global, o setor recreativo parece ser o mais sutil, com taxas de captura mantendo-se abaixo de 4 mil toneladas (1950-2016). Na costa dos Estados Unidos, o setor comercial apresentou um declínio de 89%, entre 1974 e 2013, chegando a 1748 toneladas em 1990 e caindo para 106 toneladas em 2013. No estado da Flórida (USA), a espécie atrai muita atenção para a pesca recreativa devido à grande resistência imposta no momento da captura, representando 58% da captura anual de 2009 (Gervasi, 2019; Smith-Vaniz et al., 2019). No Caribe colombiano compõe a base da pesca artesanal, representando cerca de 47% do volume desembarcado, em uma exploração altamente acelerada e destrutiva (Rivera & Lozano, 2005; Altamar et al., 2015).

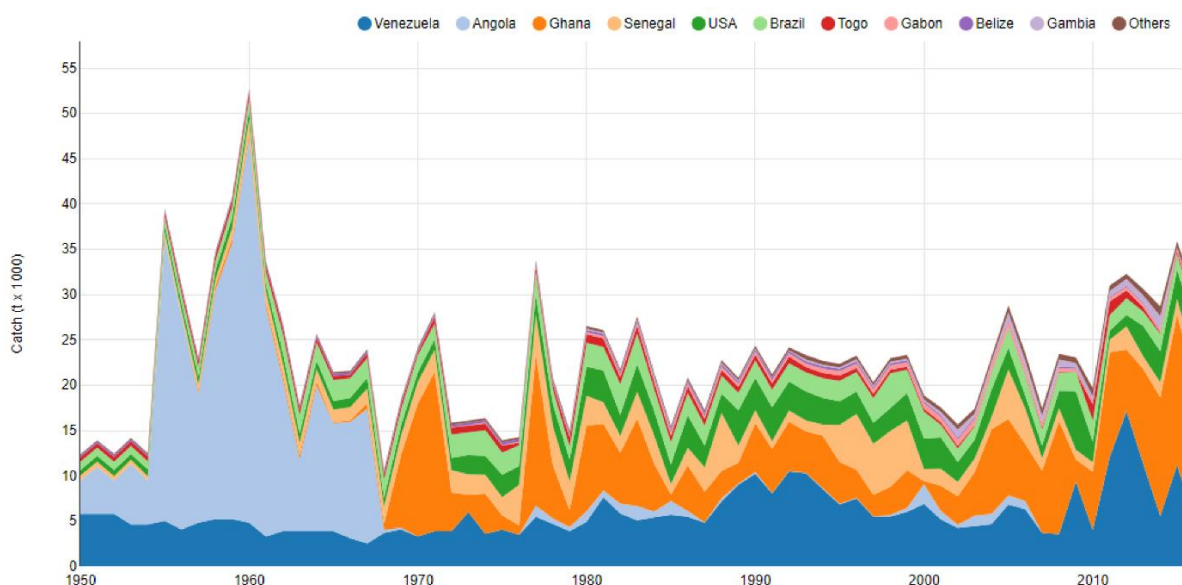


Figura 2. Evolução da taxa de captura (toneladas x 1000) de *C. hippos* ao redor do mundo. (Disponível em *Sea Around Us* – Pauly et al., 2020).

No Brasil, a pesca é principalmente de cunho artesanal, com maiores volumes desembarcados em 1998, com 3,85 mil toneladas, caindo para 1,72 mil toneladas em 2016 (Pauly et al., 2020). O setor recreativo ainda está em ascensão no país, com alguns registros nos estados da Bahia e Sergipe, na região Nordeste do país (Nunes et al., 2012; Felizola Freire et al., 2017). Nesta região, os maiores volumes foram observados no ano de 1998, com 3457 toneladas e menores em 2003, com 699,5 toneladas (Boletim da Pesca, 1998, 2003; Figura 3). Quanto aos esforços pesqueiros por estado, entre 1990-1995, o estado do Maranhão liderou o *ranking*, com uma média de 978 toneladas de xaréus capturados pela frota pesqueira artesanal (Boletim da Pesca, 1990-1995). Já entre 1995-2007, os maiores volumes de desembarcados foram no estado da Bahia, com uma média de 710,5 toneladas por ano, com pico de captura em 1998, atingindo a marca de 2547,5 toneladas e caindo para 265,5 toneladas em 2005. No mesmo período, os demais estados atingiram uma média de 238,9 toneladas em Alagoas, 209 toneladas no Maranhão, 96 toneladas no Ceará, 78,91 toneladas em Pernambuco, 50,1 toneladas em Sergipe, 30,35 toneladas no Rio Grande do Norte, 8,75 toneladas na Paraíba e 4,01 toneladas no Piauí (Boletim da pesca 1995-2007). É importante ressaltar que oscilações negativas no montante pescado ocorreram ao longo do período.

Nesta região, o período reprodutivo, em que ocorre a migração em direção à costa, é conhecido como “época de pesca do xaréu” (Carvalho-Filho, 1999). Este padrão reprodutivo confere grande vulnerabilidade à espécie, uma vez que, além da captura em grandes volumes, indivíduos que ainda não atingiram a maturidade sexual podem ser capturados, inviabilizando

a renovação das populações. Reforçando a vulnerabilidade da espécie na região, durante os anos de 1998-2000, houve registro de captura de indivíduos com tamanhos mínimos de 8,4 cm (tamanho máximo= 104 cm; tamanho médio= 67,3; captura de linha) e de 25,1 (tamanho máximo= 86 cm; tamanho médio= 42,4 cm; captura de rede), ambos inferiores ao tamanho em que a espécie atinge maturidade sexual (~66 cm). Estes dados reforçam a problemática de pressão pesqueira sobre a espécie (García-Cagide et al., 1994; Nóbrega et al., 2009).

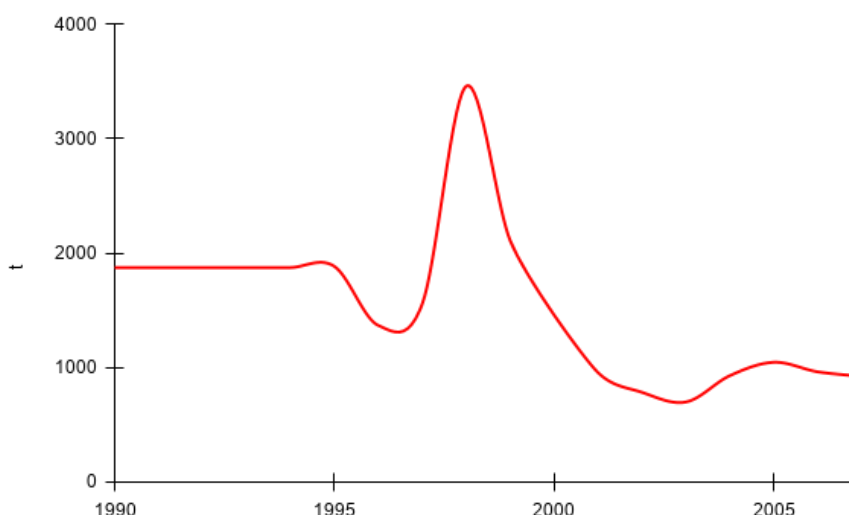


Figura 3. Captura de *C. hippos* em toneladas (t) na região Nordeste do Brasil entre 1990-2007. (Dados extraídos do Boletim de Pesca, 1990-2007).

O xaréu *C. hippos* é global e localmente (Golfo do México) classificado como “Pouco Preocupante” pela IUCN (*Least Concern*; Smith-Vaniz et al., 2019), não havendo planos de manejo específicos para a espécie. Apesar da importância ecológica e econômica, com intensa pressão pesqueira, que levou a flutuações negativas no montante pescado, somado à vulnerabilidade durante a época reprodutiva, existe pouca informação acerca da biologia, dinâmica populacional, diversidade genética e número de estoques da espécie ao redor do mundo. Estas informações são a chave para um manejo efetivo, contribuindo ativamente para evitar a sobrepesca dos recursos (Frankham et al., 2008). As informações disponíveis acerca da estrutura e diversidade genética de *C. hippos* se resumem, até o momento, a dois estudos.

Em 2018, Caiafa-Hernández et al. descreveram a estrutura genético-populacional de *C. hippos* no Caribe colombiano, região onde a espécie possui grande importância no setor pesqueiro artesanal. Utilizando dois marcadores mitocondriais, Citocromo Oxidase Subunidade I (COI) e a região controle D-loop, os autores identificaram a presença de duas linhagens sem correspondência geográfica. No geral os níveis de diferenciação genética foram baixos e não

significativos, indicando que se trata de uma população panmítica. Quando dados do Brasil e do México foram incorporados às análises de COI, duas linhagens também foram identificadas, com as amostras brasileiras presentes em apenas uma delas. Além disso, os haplótipos únicos de La Guajira (Rio Hacha, Caribe colombiano) se mostraram geneticamente mais próximos das amostras brasileiras que das demais colombianas, padrão associado à corrente do Caribe. Entretanto, os autores reforçam a necessidade de incorporar dados de outros pontos de distribuição da espécie, bem como informações de outros marcadores nucleares, a fim de melhor entender seu padrão de estruturação e identificar unidades para manejo.

Na mesma região, Escobar et al. (2019) analisaram a estrutura genética de diferentes espécies do gênero *Lutjanus* (Lutjanidae) e *Caranx* (Carangidae), que representam grupos bastante explorados na região. Através do COI, três espécies de *Caranx* foram identificadas: *C. hippos*, *C. latus* (*horse-eye jack*; xerelete), e *C. crysos* (*blue runner*; guaracema). Junto aos dados da região caribenha, sequências do Brasil e do Golfo do México foram incorporadas. A estrutura populacional do xaréu *C. hippos* foi pouco clara, com níveis de diferenciação genética (F_{ST} ; ϕ_{ST}) altos e significativos entre Brasil-Caribe Colombiano e Brasil-México, não havendo haplótipos comuns entre Brasil e as demais regiões. Já para *C. latus*, a diferenciação genética foi alta e significativa entre Belize-Caribe Colombiano e Belize-Brasil. Já para *C. crysos*, apenas o ϕ_{ST} foi significativo (Brasil-Caribe Colombiano, Brasil-México, México-Caribe Colombiano). Os autores associam a fraca estruturação genética de *Caranx spp.* ao hábito migratório da espécie, mas reforçam que se trata de um estudo preliminar.

3 MATERIAL E MÉTODOS

3.1 AMOSTRAGEM, EXTRAÇÃO, AMPLIFICAÇÃO E SEQUENCIAMENTO DE DNA

As amostras de tecido muscular de *Caranx sp.* foram obtidas a partir de exemplares comercializados em mercados de peixes e de coletas feitas por pescadores locais no momento do desembarque da pesca entre os anos de 2016-2017 ao longo da costa Nordeste do Brasil, nos estados do Rio Grande do Norte, Pernambuco, Alagoas, Sergipe e Bahia (Figura 1; Tabela 1). O material coletado foi armazenado em tubos de 2 mL contendo etanol a 96% e mantido a -20°C em laboratório.

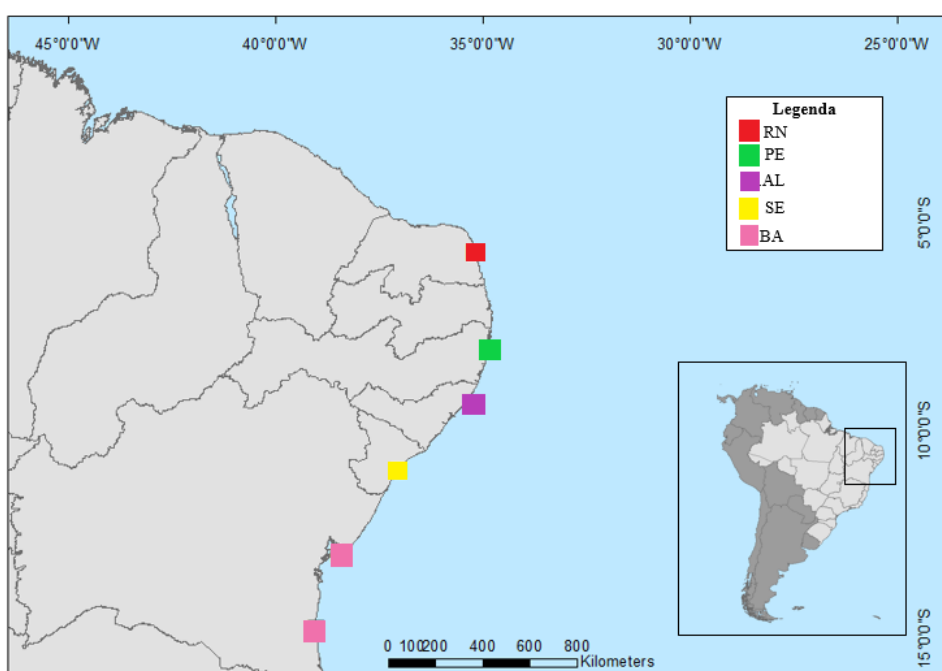


Figura 4. Sítios amostrais de *C. hippos* na costa Nordeste do Brasil (RN = Rio Grande do Norte; PE = Pernambuco; AL = Alagoas; SE = Sergipe; BA = Bahia).

Tabela 1. Procedência e número de amostras (N) de tecidos obtidas de *C. hippos* na costa nordeste do Brasil.

Localidades	N	Ano	Sigla
Natal – RN	8	2015-2017	RN
Recife/Maracáipe – PE	33	2017	PE
Porto de Pedras – AL	12	2016-2017	AL
Aracaju – SE	92	2016	SE
Salvador/Ilhéus – BA	27	2016	BA
Total	172		

O DNA genômico total foi obtido com auxílio do kit de extração Kit de Extração *Mini Spin Plus* (Biopur®) seguindo o protocolo determinado pelo fabricante. O material extraído foi visualizado em gel de eletroforese 1% coradas com Gelred™ a fim de confirmar a integridade

do material extraído, e quantificadas no nano espectrofotômetro NanoDrop 2000 (*Thermo Scientific*).

Três regiões foram amplificadas via PCR: o gene Citocromo Oxidase Subunidade I, que representa a região barcode (COI; mtDNA), a região controle D-loop (RC; mtDNA) e o íntron 1 da proteína ribossomal S7 (1-S7; nuDNA), cada um com *primers* e ciclos específicos (Tabela 2). Todas as reações foram preparadas em um volume final de 25 µL. Para COI (mtDNA) a reação continha: 12,5 µL de 2X Taq Pol Master Mix (Cellco®), 0,5 µL de cada primer (10 mM), 0,5 µL de cloreto de magnésio (50 mM), 2 µL de DNA genômico (40 ng/µL) e 9 µL de água ultrapura. O protocolo de amplificação foi modificado de Lakra et al. (2011): 94°C por 2 min, seguidos por 35 ciclos de 94°C por 30s, 52°C por 40 s, 72°C por 1 min, terminando com 72°C por 10 min, sendo mantidos a 4°C. Para a região controle (mtDNA), a reação continha: 12,5 µL de 2X Taq Pol Master Mix (Cellco®), 1 µL de cada primer (10 mM), 0,5 µL de cloreto de magnésio (50 mM), 2 µL de DNA genômico (40 ng/µL), e 8 µL de água ultrapura. O protocolo de amplificação seguiu Domingues et al. (2006): 35 ciclos de 94°C por 45 s, 52°C por 45 s, e 72°C por 1 min, sendo mantidos a 4°C. Para o íntron 1 da proteína ribossomal S7 (1-S7; nuDNA), a reação continha: 12,5 µL de 2X Taq Pol Master Mix (Cellco®), 0,75 µL de cada primer (10 mM), 0,5 µL de cloreto de magnésio (50 mM), 2 µL de DNA genômico (40 ng/µL), 0,1 µL da enzima Taq polimerase (Cellco®) e 8,4 µL de água ultrapura. O protocolo de amplificação seguiu Teske et al. (2004): 94°C por 5 min, seguidos por 35 ciclos de 94°C por 30 s, 60°C por 1 min, 72°C por 1 min, terminando com 72°C por 10 min, sendo mantidos a 4°C. Todos os fragmentos amplificados foram visualizados em gel de agarose 1,8%, corados com GelredTM e quantificados com auxílio de um marcador de peso molecular de 1 kb DNA Ladder (Cellco®) e visualizados sob luz ultravioleta.

Tabela 2. *Primers* utilizados para a amplificação do gene Citocromo Oxidase Subunidade I (COI; mtDNA) e das regiões não codificantes Região Controle D-loop (RC; mtDNA) e íntron 1 da proteína ribossomal S7 (1-S7; nuDNA).

Marcador	Primer	Sequência	Referência
COI	Fish F2	5' TCGACTAATCATAAAGATATCGGCAC 3'	Ward et al. (2005)
	Fish R2	5' ACTTCAGGGTGACCGAAGAATCAGAA 3'	
RC	CR-A	5' TTCCACCTCTAACTCCCAAAGCTAG 3'	Lee et al. (1995)
	CR-E	5' CCTGAAGTAGGAACCAGATG 3'	
1-S7	S7RPEX1F	5' TGGCCTCTTCCTTGGCCGTC 3'	Chow & Hazama (1998)
	S7RPEX2R	5' AACTCGTCTGGCTTTTCGCC 3'	

As amplificações positivas foram purificadas por meio do kit de purificação *NucleoSAP* (Cellco®), que contém as enzimas de purificação *ExoSAP-IT* seguindo o protocolo determinado pelo fabricante. As amostras purificadas foram quantificadas no nano espectrofotômetro NanoDrop 2000 (*Thermo Scientific*), diluídas para uma concentração final de 20 ng/μL, e sequenciadas na direção *forward* com o Kit *Bigdye Terminator v3.1 Cycle Sequencing Ready Reaction* (*Life Technologies*), através da técnica de sequenciamento por capilaridade em sequenciador automático ABI 3500 (*Applied Biosystems*) no Núcleo de Plataformas Tecnológicas do Centro de Pesquisas Aggeu Magalhães – FioCruz Pernambuco.

3.2 ANÁLISE DE DADOS

A fim de confirmar a identidade das amostras coletadas, todas as sequências obtidas para a região barcode COI foram comparadas com o banco de dados *NCBI/GenBank* através da ferramenta *BLAST nucleotide*. Com isso, foi constatado que 30 amostras pertenciam à *C. latus*, espécie próxima à *C. hippos* e com quem compartilha os mesmos locais de ocorrência no Nordeste do Brasil. Estes dados foram removidos das análises subsequentes.

Todas as sequências obtidas (COI, RC e íntron 1-S7) foram alinhadas e editadas utilizando o algoritmo *Clustalw* (Thompson et al., 1994) no *software BioEdit Sequence Alignment Editor v.7.0* (Hall, 1999), por meio do alinhamento múltiplo utilizando os valores de 15 e 0,3 para a abertura e extensão dos gaps, respectivamente (Hall, 2001). Devido a presença de polimorfismos nas sequências do íntron 1-S7, todos os alelos foram reconstruídos com a ferramenta *PHASE v.2.1* (Stephens et al., 2004) implementada no *software DNAsp v.6.0* (Librado & Rozas, 2009), considerando apenas os estados alélicos com probabilidades superiores a 70% (Stephens et al., 2004). Para o marcador mitocondrial COI, sequências de *C. hippos* depositadas nos bancos de dados *NCBI/GenBank* e *BOLD (Barcode of Life Database)* e obtidas por comunicação direta com autores de outros trabalhos foram adicionadas às análises para a abordagem transoceânica (Apêndice A).

A diversidade genética foi acessada a partir do número de haplótipos (*h*; alelos para a região nuclear 1-S7), sítios polimórficos (*S*) e índices de diversidade nucleotídica (π) e haplotípica (*Hd*; alélica para a região nuclear 1-S7). Estes valores foram calculados por sítio amostral/local de coleta, bacia oceânica e por grupos identificados pelas análises de estruturação populacional a serem descritas à diante. Todas as métricas foram obtidas através do *software DNAsp v.6.0* (Librado & Rozas, 2009).

As relações filogenéticas entre os indivíduos de *C. hippos* foram analisadas através da construção de topologias por Inferência Bayesiana no *software MrBayes v.3.2.6.*, para cada um dos marcadores moleculares utilizados (Ronquist & Huelsenbeck, 2003). O melhor modelo evolutivo da substituição dos sítios foi determinado com o *software jModelTest v.2.1.7* (Darriba et al., 2012), utilizando a correção AIC (*Akaike Information Criterion*). Para o enraizamento das topologias, os grupos externos utilizados foram: *C. latus* (COI – JQ365258.1, JQ365257.1; RC – presente trabalho; 1-S7 – presente trabalho), *C. melampygu* (COI – MG816665.1, MK566836.1; RC – AP004445.1, NC_004406.1). Cada conjunto de dados foi analisado com *burn-in* de 10%, em 10, 5 e 16 milhões de gerações para COI, RC e íntron 1-S7, respectivamente.

As relações entre os haplótipos de *C. hippos* foram investigadas, para os três marcadores utilizados neste trabalho, através de uma rede haplotípica, utilizando o método TCS no *software PopART* (Clement et al., 2002; Leigh & Bryant, 2015). Esta análise busca elucidar as relações genealógico-evolutivas entre os haplótipos identificados e suas respectivas distribuições geográficas. Os dados também foram testados perante a análise de agrupamento bayesiana *Bayesian Analysis of Population Structure – BAPS v.6.0* (BAPS; Corander & Martinen, 2006; Corander et al., 2008), utilizando primeiramente uma análise de mistura genética com as sequências, seguida por uma análise de mistura de populações com um total de 10000 interações. Além disso, para a abordagem transoceânica com dados de COI, foi utilizado o pacote *Geneland* (Guillot et al., 2005) implementado na plataforma R (<http://www.R-project.org>), a fim de inferir o número de populações, utilizando dados da localização geográfica das amostras (Apêndice A), por meio de probabilidades posteriores. O número de grupos (k) analisados foi de 1-14 grupos, utilizando 9 corridas independentes, 1 milhão de interações das cadeias de Markov (MCMC) e *Thinning value*= 1000.

A diferenciação genética foi testada entre sítios amostrais/ bacias oceânicas e grupos identificados pelas demais análises, através do F_{ST} par-a-par no *software ARLEQUIN v.3.5.2.2* (Excoffier & Lischer, 2010). O valor estatístico do F_{ST} foi calculado utilizando 10000 permutações ($p < 0.05$). A estrutura genética da espécie na região estudada foi investigada através da Análise de Variância Molecular (*Standard AMOVA*) no mesmo *software*, utilizando 1000 permutações ($p < 0,05$). Para esta análise, duas hipóteses de estruturação foram testadas: (a) todas as amostras foram agrupadas em um único grupo (hipótese nula) e (b) as amostras foram inseridas nos grupos identificados pelas demais análises. Além disso, para os dados transoceânicos, foram testadas outras hipóteses de agrupamento: (a) Todas as bacias em um

único grupo, (b) Cada bacia oceânica como um grupo, (c) Atlântico Norte + Golfo do México; Mar do Caribe + Atlântico Sudoeste, e (d) Atlântico Norte; Golfo do México + Mar do Caribe + Atlântico Sudoeste. De forma complementar, as distâncias genéticas entre as linhagens encontradas pelas demais análises foram calculadas utilizando o *software Mega X v.10.2.2* (Kumar et al., 2018) utilizando o modelo Kimura-2-parâmetros (K2P; Kimura, 1980).

Mudanças no tamanho populacional foram investigadas através dos testes tradicionais de neutralidade F_s de Fu (Fu, 1997) e D de Tajima (Tajima, 1989), no *software Arlequin v.3.5.2.2* (Excoffier & Lischer, 2010), para todos os marcadores utilizados. Para estes índices, valores negativos e significativos podem ser indicativos de expansão populacional, enquanto valores positivos e significativos podem indicar gargalos populacionais. A análise da distribuição das diferenças nucleotídicas par-a-par (*Mismatch Distribution*) foi utilizada para estimar expansões ou gargalos populacionais, através do *software DNASP v.6.0* (Rogers & Harpending, 1992; Librado & Rozas, 2009). O padrão de distribuição das diferenças pode ter um aspecto unimodal, refletindo eventos de expansão recente no tamanho populacional e Multimodal/Bimodal que pode refletir estabilidade/contato secundário recente, respectivamente (Rogers & Harpending, 1992).

A demografia histórica também foi investigada através da análise bayesiana *BSP* (*Bayesian Skyline Plot* – Drummond et al., 2005) implementada no pacote *BEAST v.2.4.7* (Bouckaert et al., 2014), apenas para os marcadores mitocondriais, com taxas mutacionais de 1,3% por sítio por milhões de anos (Lessios, 2008; Dibattista et al., 2013; Swart et al., 2016) e 3,6% por sítio por milhões de anos (Donaldson & Wilson, 1999; Aboim et al., 2005; Ju et al., 2013; Machado et al., 2017b) para COI e região controle, respectivamente. Os modelos evolutivos foram selecionados no *software jModelTest v.2.1.7* (Darriba et al., 2012), utilizando a correção AIC (*Akaike Information Criterion*). Para o COI, foram necessárias 20, 30 e 40 milhões de MCMC para os dados totais, Linhagem A e B, respectivamente, com modelo evolutivo HKY para todas. Já para região controle, foram necessárias 20 milhões de MCMC, com modelos evolutivos TrN + G e HKY + G, para a Linhagem A e B, respectivamente, sendo este último o mesmo para os dados totais. Em todas as análises foi utilizado um *burn-in* de 25%. Os valores de *ESS* (*Effective Sample Size*; >200) para a convergência dos parâmetros estimados foram verificados utilizando o *software Tracer v.1.5* (Rambaut et al., 2009).

4 RESULTADOS

Sequências de 568 pb do marcador mitocondrial COI foram geradas para 109 indivíduos, e 422 pb do marcador mitocondrial região controle foram geradas para 104 indivíduos. Para o íntron nuclear S7, foram definidos 206 estados alélicos de 559 pb para 103 indivíduos. Para as análises de COI, foram adicionadas 51 sequências de *C. hippos* disponíveis nos bancos de dados e obtidas por comunicação direta com autores de outros trabalhos, totalizando 160 sequências com 568 pb (Apêndice A).

As 160 sequências de COI representaram um total de 20 haplótipos com 26 sítios polimórficos, apresentando níveis de diversidade haplotípica e nucleotídica moderadas ($h = 0,64$; $\pi = 0,009$, respectivamente; Tabela 3; Apêndice A). Para região controle, os 104 fragmentos definiram 100 haplótipos com 220 sítios polimórficos, apresentando altos níveis de diversidade haplotípica e nucleotídica ($h = 0,99$; $\pi = 0,12$, respectivamente; Tabela 3). Para o íntron nuclear 1-S7, os 206 estados alélicos representaram 144 alelos distintos com 39 sítios polimórficos, apresentando altos níveis de diversidade alélica e nucleotídica ($h = 0,99$; $\pi = 0,013$, respectivamente; Tabela 3).

Tabela 3. Índices de diversidade genética e testes de neutralidade para o COI e Região Controle D-loop (RC; mtDNA) e íntron 1-S7 (nuDNA) de *C. hippos*.

Marcador	Sítio amostral/Bacia/ Linhagem	N	H	S	h	π	Fs de Fu	D de Tajima
COI (mtDNA)	USA	18	5	4	0,77	0,002	-0,22	0,069
	MEX	5	4	13	0,9	0,009	0,67	-0,75
	CO	18	4	14	0,66	0,011	6,89	2,27
	BIZ	1	1	-	-	-	-	-
	RN	8	4	13	0,64	0,009	2,31	0,20
	PE	32	10	20	0,71	0,01	1,47	0,84
	AL	16	3	12	0,34	0,006	5,42	0,87
	SE	31	4	13	0,48	0,008	7,11	1,57
	BA	26	5	15	0,56	0,009	5,5	1,37
	SP	5	2	12	0,4	0,008	4,71	-1,2*
	NA	17	5	4	0,79	0,002	-0,66	0,32
	GM	3	2	1	0,67	0,001	0,2	0
	CS	22	5	14	0,68	0,011	5,85	2,35
	SA	118	16	25	0,56	0,009	0,64	0,31
	Global	160	20	26	0,64	0,009	-0,48	0,36
RC (mtDNA)	Nordeste- BR	113	16	25	0,56	0,009	0,58	0,32
	Linhagem A	112	9	8	0,35	0,0009	-4,67*	-1,54*
	Linhagem B	48	11	10	0,49	0,001	-10,08*	-2,04*
	RN	8	8	109	1	0,12	0,57	0,08
	PE	27	27	153	1	0,13	-4,4,9*	0,91
	AL	12	11	117	0,98	0,12	-0,62	0,35
RC (nuDNA)	SE	30	29	160	0,99	0,12	-3,97	0,37
	BA	27	27	158	1	0,13	-4,65*	0,61
	Nordeste -BR	104	100	220	0,99	0,12	-24,45*	0,15
	Linhagem A	67	64	168	0,99	0,04	-24,1*	-1,8*

	<i>Linhagem B</i>	37	36	103	0,99	0,03	-24,2*	-1,73*
1-S7 (nuDNA)*	RN	14	14	24	1	0,012	-8,64*	-0,39
	PE	56	48	32	0,99	0,013	-24,93*	0,29
	AL	22	21	25	0,99	0,013	-14,06*	0,43
	SE	62	52	32	0,99	0,012	-25,08*	-0,002
	BA	52	45	27	0,99	0,013	-24,95*	0,87
	Nordeste- BR	206	144	39	0,99	0,013	-24,56*	0,31

USA= Estados Unidos; MEX= México; CO= Colômbia; BIZ= Belize; RN = Rio Grande do Norte; PE = Pernambuco; AL = Alagoas; SE= Sergipe; BA = Bahia; SP = São Paulo; NA = Atlântico Norte; GM = Golfo do México; CS = Mar do Caribe; SA = Atlântico Sul; N = número de fragmentos; H = número de haplótipos; S = número de sítios polimórficos; h = diversidade haplotípica; π = diversidade nucleotídica.

*os valores de N representam o número de alelos.

As topologias bayesianas foram obtidas para cada marcador, separadamente. Os modelos de substituição nucleotídica foram HKY+G, para os dados de COI, GTR+I+G, para região controle, e K80 + I +G para o íntron 1-S7. Para o marcador COI, foram observadas duas linhagens monofiléticas, coexistentes geograficamente, com alto suporte de ramo no nó que define a reciprocidade monofilética de ambas as linhagens, assim como o suporte da Linhagem B (probabilidade posterior > 90%; Figura 5). A topologia para a região controle recuperou as duas linhagens previamente identificadas e igualmente coexistentes em termos geográficos. Além disso, uma subdivisão dentro da Linhagem A foi identificada, com baixo suporte de ramo. Apenas a Linhagem B apresentou um alto suporte de ramo (> 90%; Figura 6). Já para o íntron nuclear 1-S7, apesar de alguns agrupamentos serem identificados, nenhuma divisão evolutiva de *C. hippos* no Nordeste do Brasil teve suporte estatístico ou corresponde às linhagens identificadas pelos marcadores mitocondriais (Figura 7).

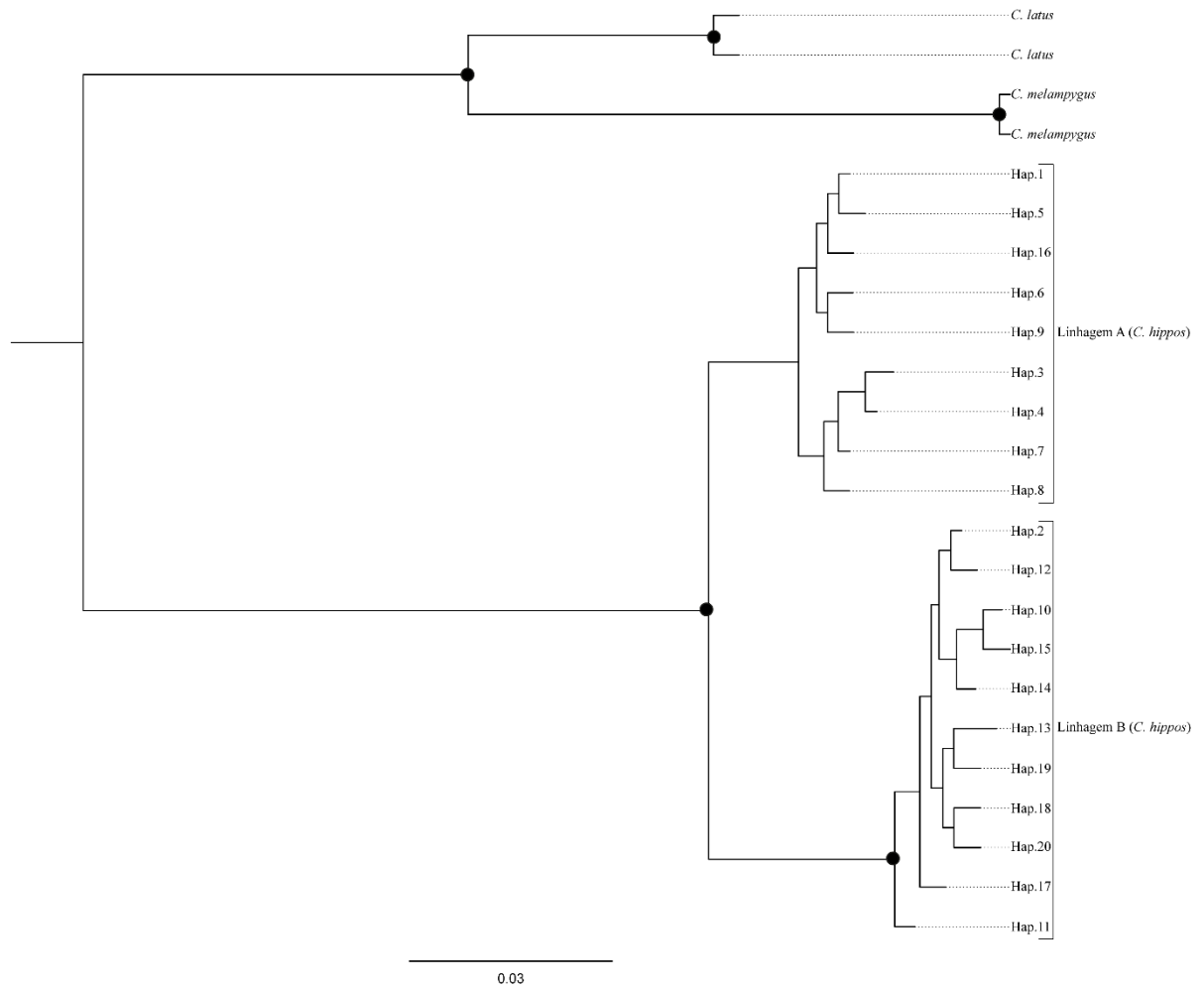


Figura 5. Topologia por Inferência Bayesiana gerada com os dados de Citocromo Oxidase Subunidade I (COI; mtDNA) de *C. hippos*. Os círculos pretos representam probabilidades posteriores superiores a 90%.

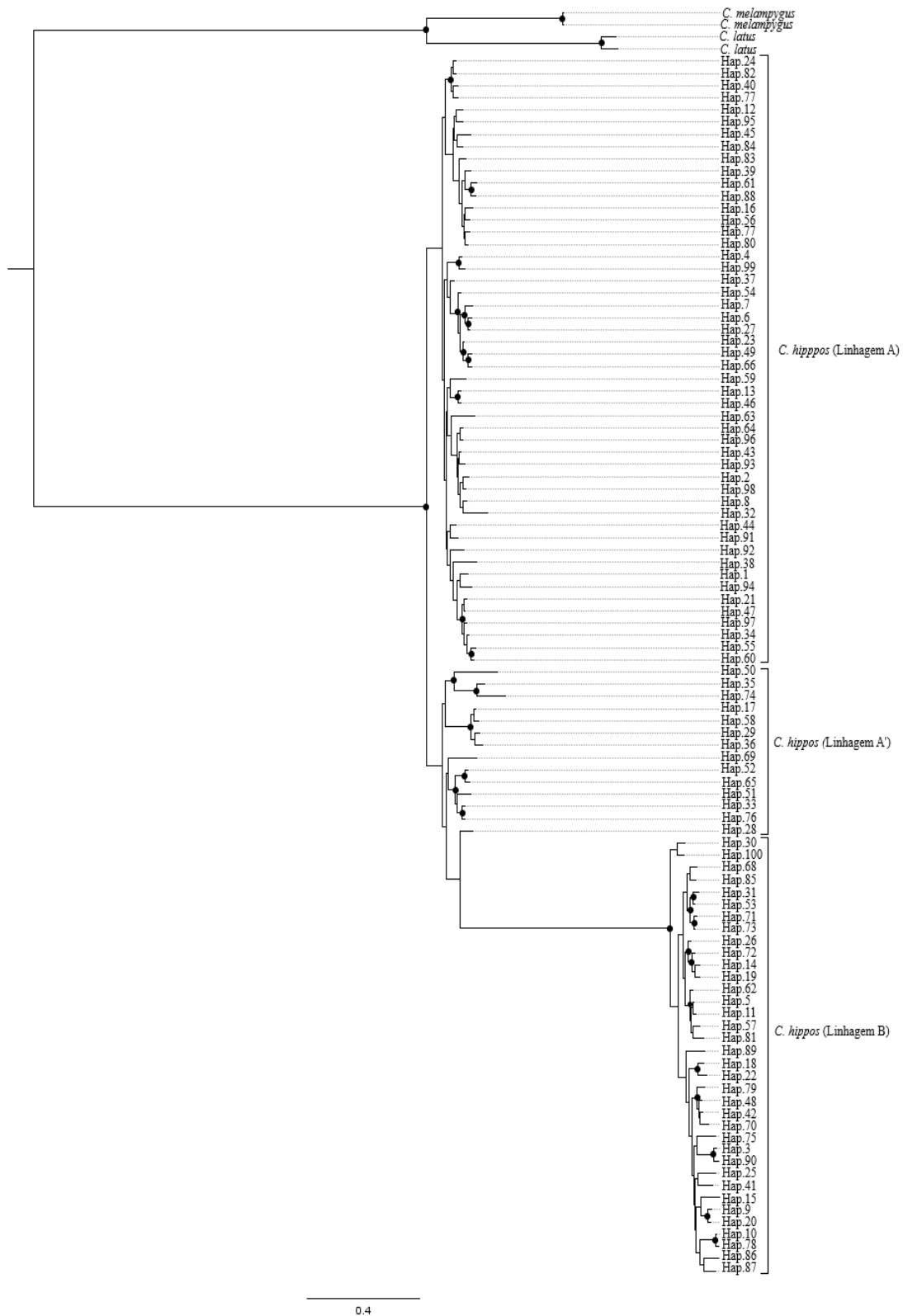


Figura 6. Topologia por Inferência Bayesiana gerada com os dados da região controle D-loop (RC; mtDNA) de *C. hippos*. Os círculos pretos representam probabilidades posteriores superiores a 90%.

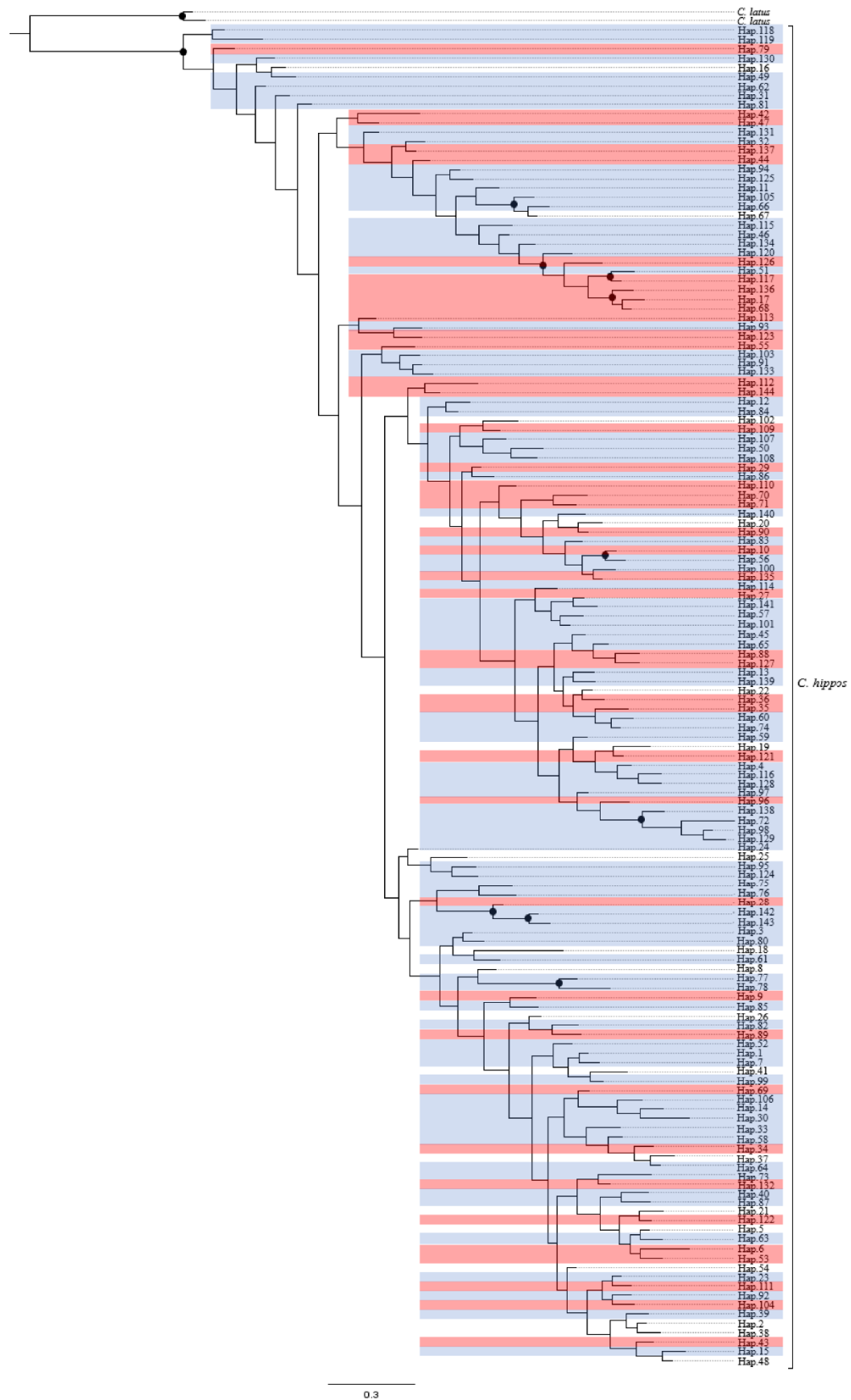


Figura 7. Topologia por Inferência Bayesiana gerada com os dados do íntron nuclear S7 de *C. hippos*. Os círculos pretos representam probabilidades posteriores superiores a 90%. As diferentes cores representam as variáveis alélicas e as respectivas linhagens identificadas pelos marcadores mitocondriais (Azul – Linhagem A; Vermelho – Linhagem B).

Semelhante às topologias bayesianas, as redes haplotípicas de ambos marcadores mitocondriais identificaram a divisão em dois haplogrupos, recuperando a coexistência geográfica das duas linhagens. Tais linhagens são separadas respectivamente por 10 e 9 passos mutacionais diante dos dados obtidos aqui (COI – 1,75% de divergência; Figura 8A) e diante da totalidade dos dados angariados (COI – 1,58% de divergência; Figura 8B). Perante os dados de COI, o haplogrupo representante da linhagem B é quase exclusivo do Brasil, compartilhando apenas com a região do mar do Caribe o haplótipo central e mais frequente (Figura 8B). Tais linhagens se apresentaram separadas por 61 passos mutacionais diante dos dados da RC (14,45% de divergência) (Figura 9). Diante dos dados do íntron 1-S7 não foi observada nenhuma divisão da amostragem de *C. hippos* em haplogrupos (Figura 10).

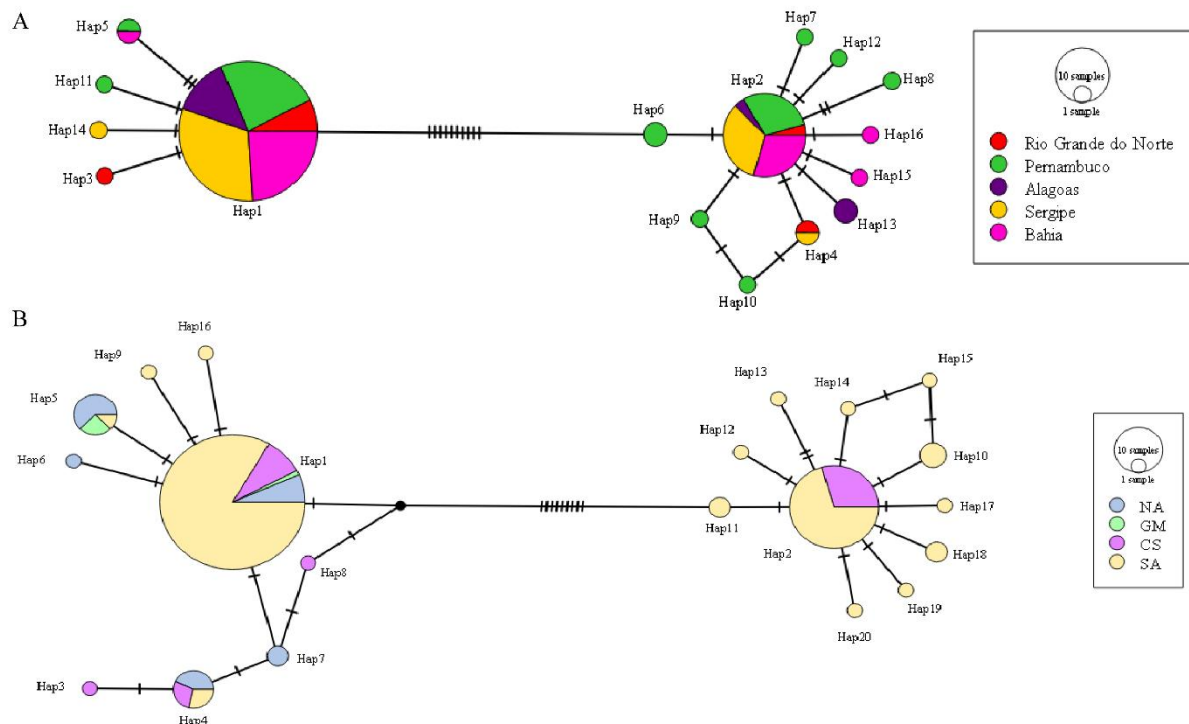


Figura 8. Redes haplotípicas obtidas perante as sequências de COI de *C. hippos*. (A) dados aqui obtidos para a região do Nordeste do Brasil; (B) dados aqui obtidos e aqueles globais da literatura de *C. hippos*. (NA = Atlântico Norte; GM = Golfo do México; CS = Mar do Caribe; SA = Atlântico Sul).

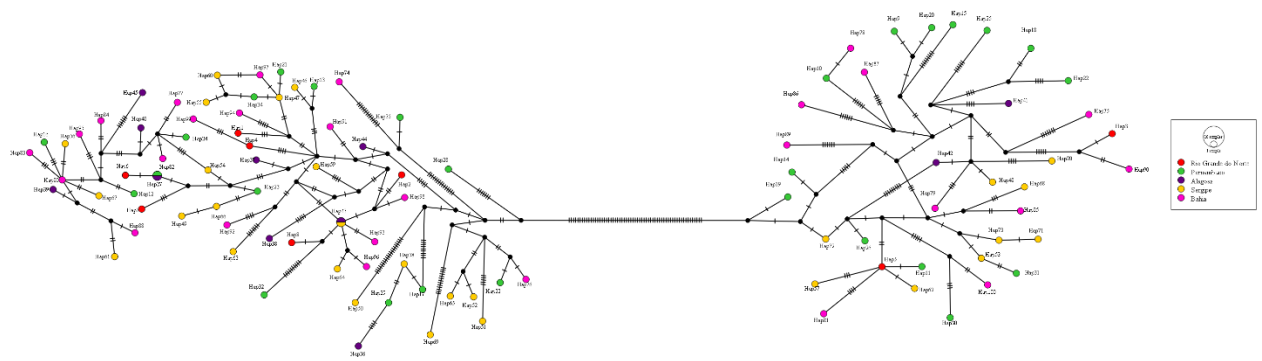


Figura 9. Rede haplotípica gerada com os dados da região controle D-loop (RC; mtDNA) de *C. hippos* no Nordeste do Brasil.

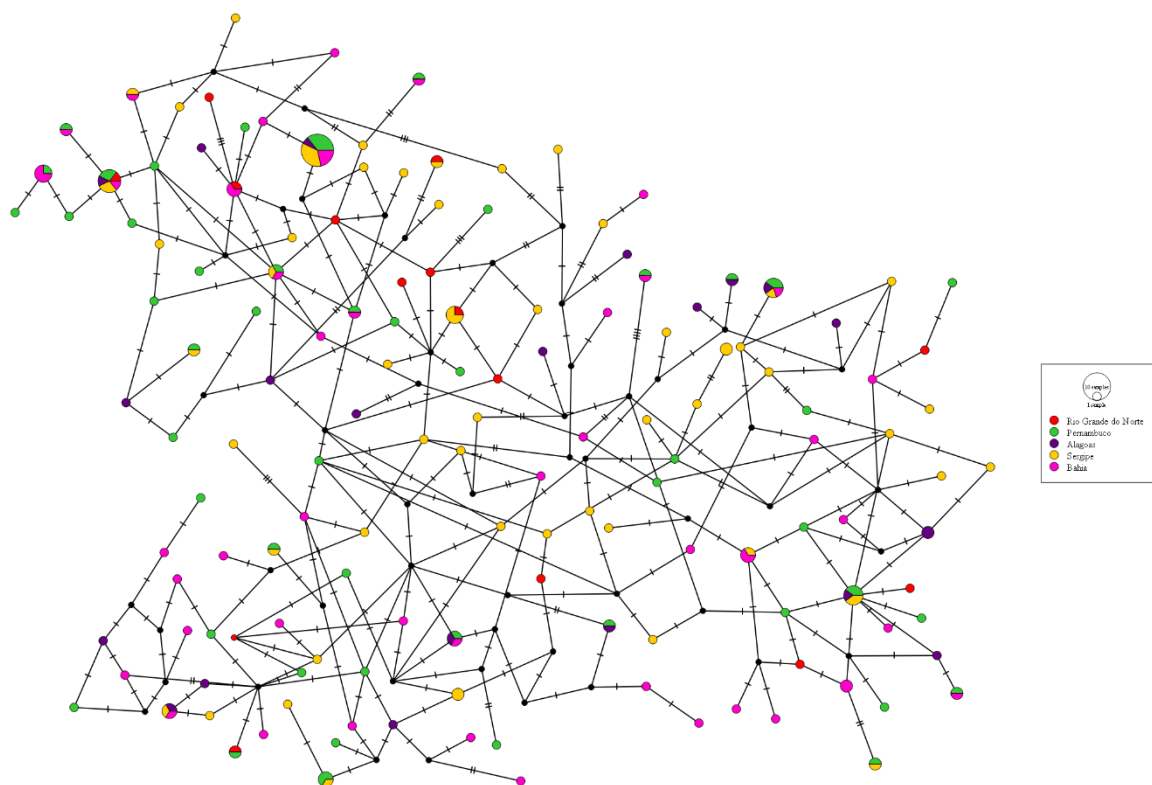


Figura 10. Rede haplotípica gerada com os dados do íntron nuclear S7 (1-S7; nuDNA) de *C. hippos* no Nordeste do Brasil.

A análise de estruturação bayesiana *BAPS* identificou a presença de 3 perfis genéticos ($k = 3$; $p = 0,99$) diante dos dados globais de COI. De maneira geral os sítios amostrais compartilharam tais perfis. Entretanto, um dos perfis genéticos (em vermelho) é exclusivo de *C. hippos* do Brasil (SA) e do mar caribenho (CS) (Figura 11). Diante dos dados da RC, foram identificados também três perfis genéticos ($k = 3$; $p = 1$). Contudo, os *C. hippos* de dois dos sítios amostrais (RN e BA-2) não apresentaram um dos perfis genéticos (em verde), este por sua vez compartilhado pelos exemplares das outras localidades (Figura 12). Já os dados do

íntron 1-S7, foram identificados seis perfis genéticos ($k = 6$; $p = 1$), com uma sutil diferenciação dos *C. hippos* de duas localidades (RN e PE) (Figura 13).

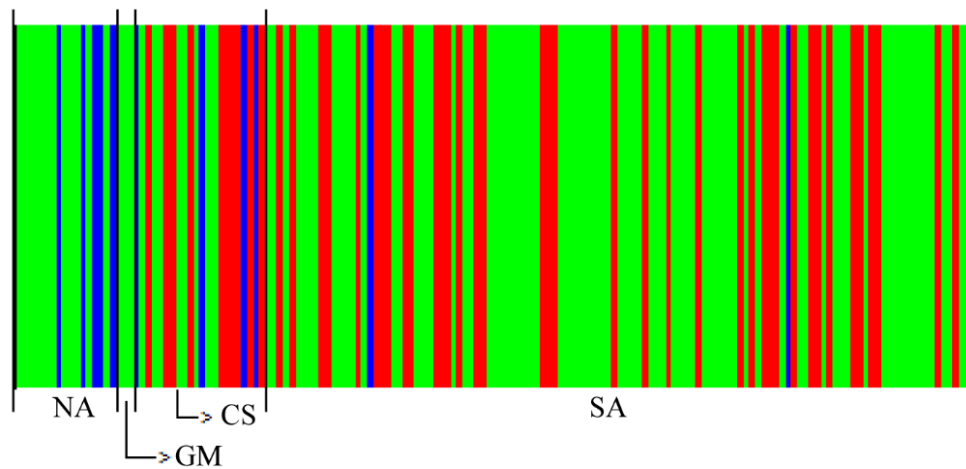


Figura 11. Análise de estruturação populacional *BAPS* de *C. hippos* para COI (mtDNA). (NA = Atlântico Norte; GM = Golfo do México; CS = Mar do Caribe; SA = Atlântico Sul).

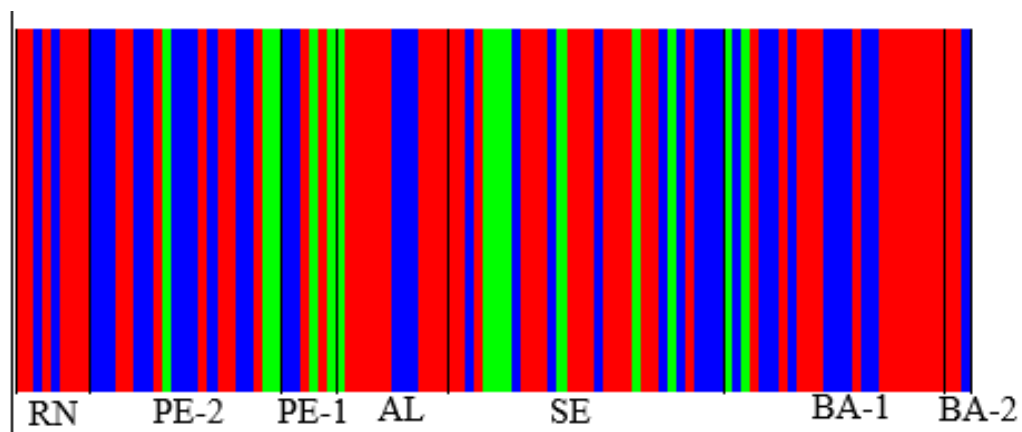


Figura 12. Análise de estruturação populacional *BAPS* de *C. hippos* do Nordeste do Brasil para região controle (mtDNA). (RN = Rio Grande do Norte; PE = Pernambuco; AL = Alagoas; SE = Sergipe; BA = Bahia).

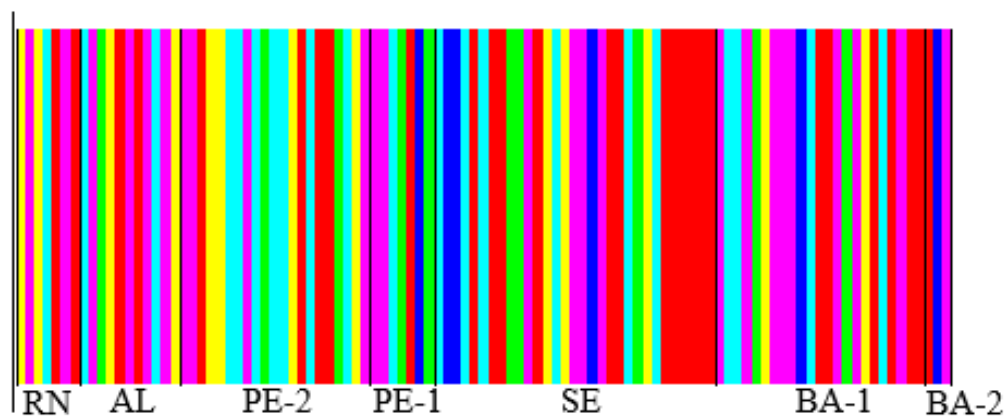


Figura 13. Análise de estruturação populacional *BAPS* de *C. hippos* do Nordeste do Brasil para o íntron nuclear S7. (RN = Rio Grande do Norte; PE = Pernambuco; AL = Alagoas; SE = Sergipe; BA = Bahia).

O *Geneland* identificou que há maior probabilidade de *C. hippos* estar dividida em dois *clusters* genéticos ($K=2$). O *cluster* 1 foi composto por amostras do Mar do Caribe (México, Belize e Colômbia) e Atlântico Sudoeste (Nordeste do Brasil e São Paulo) e o *cluster* 2 foi composto por amostras do Atlântico Norte (Estados Unidos) e Golfo do México (Estados Unidos e México) (Figura 14).

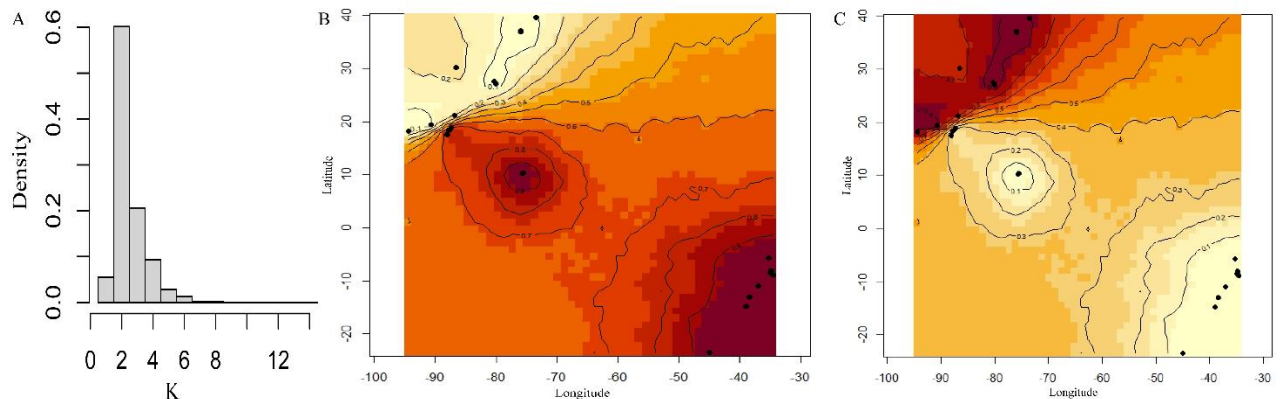


Figura 14. Mapas de probabilidades posteriores gerados pela análise *Geneland* indicando que *C. hippos* está estruturada em dois *clusters* genéticos. Tons mais avermelhados indicam maior probabilidade de as amostras (pontos pretos) pertencerem àquela população ou *cluster* genético. Em (A) o gráfico das densidades das probabilidades obtidas para as possíveis K populações genéticas. (B) e (C) mostram as mais prováveis populações genéticas. Em (B) *Cluster* 1: Mar do Caribe (México, Belize e Colômbia) e Atlântico Sudoeste (Nordeste do Brasil e São Paulo); em (C) *Cluster* 2: Atlântico Norte Ocidental (Estados Unidos) e Golfo do México (Estados Unidos e México).

A AMOVA considerando a hipótese nula de que não existe estruturação (todos os dados agrupados em um único grupo – Região Nordeste) identificou que, para os marcadores mitocondriais, a maior diferença está entre os grupos amostrais, apresentando um F_{ST} alto e significativo ($COI = 0,94$; $RC = 0,75$). Já pelos dados nucleares, a maior variação está dentro das populações, com um F_{ST} baixo e não significativo ($F_{ST} = 0,005$; Tabela 4). Considerando a identificação das duas linhagens mitocondriais, a AMOVA entre elas identificou que a maior diferença está entre grupos, com F_{ST} alto e significativo ($COI = 0,97$; $RC = 0,85$; Tabela 4). Considerando os sítios amostrais da Região Nordeste do Brasil, todos os valores de F_{ST} par-a-par foram baixos e não significativos (Tabela 6, 7). Diante dos dados transoceânicos de COI , considerando as bacias oceânicas, valores de moderados a altos e significativos de F_{ST} foram encontrados entre o Mar do Caribe e Atlântico Norte ($F_{ST} = 0,25$) e entre Atlântico Sul e Norte ($F_{ST} = 0,19$) (Tabela 5). Entre as duas linhagens mitocondriais, tanto COI quanto a RC revelaram um F_{ST} par-a-par alto e significativo ($COI = 0,96$; $RC = 0,84$; Tabelas 5 e 6), bem como altas distâncias genéticas ($COI_{GLOBAL} = 2,07\%$; $COI_{REGIONAL} = 2,05\%$; $RC = 29,6\%$). Testando os diferentes cenários com os dados transoceânicos, maiores valores de diferenciação genética entre grupos (F_{CT}) foram encontrados considerando: Atlântico Norte + Golfo do

México/ Mar do Caribe + Atlântico Sudoeste ($F_{CT}= 0,22$), similar ao encontrado para Atlântico Norte/ Golfo do México + Mar do Caribe + Atlântico Sudoeste ($F_{CT}= 0,20$) (Apêndice B).

Tabela 4. AMOVA para os marcadores Citocromo Oxidase Subunidade I (COI; mtDNA), Região Controle D-loop (RC; mtDNA), e íntron 1 da proteína ribossomal S7 (1-S7; nuDNA) de *C. hippos*.

Fontes de variação (%)	Grupos	Região Nordeste			Lin A/Lin B	
		COI	RC	1-S7	COI	RC
	Entre grupos	-	-	-	96,47	84,9
	Entre populações	93,84	75,15	0,54	0,19	0,28
Índices de Fixação	Dentro de populações	6,16	24,85	99,46	3,34	14,82
	F_{SC}	-	-	-	0,055	0,018
	F_{ST}	0,94*	0,75*	0,005	0,97*	0,85*
	F_{CT}	-	-	-	0,96*	0,84*

(Lin= Linhagem)

*valores significativos ($p < 0,05$).

Tabela 5. F_{ST} par-a-par entre as bacias oceânicas e linhagens de *C. hippos* para o gene mitocondrial COI.

Sítio amostral	1	2	3	4	Lin A	Lin B
1 NA	-					
2 GM	0,014	-				
3 CS	0,34*	0,22	-			
4 SA	0,19*	0,12	-0,02	-		
Lin A					-	
Lin B					0,94*	-

(NA = Atlântico Norte; GM = Golfo do México; CS = Mar do Caribe; SA = Atlântico Sul; Lin = Linhagem).

*valores significativos ($p < 0,05$).

Tabela 6. F_{ST} par-a-par entre os sítios amostrais e linhagens de *C. hippos* para a região controle d-loop (mtDNA).

Sítio amostral	1	2	3	4	5	Lin A	Lin B
1 RN	-						
2 PE	0,03	-					
3 AL	-0,077	0,037	-				
4 SE	-0,045	0,023	-0,033	-			
5 BA	-0,037	-0,005	-0,026	-0,016	-		
Lin A						-	
Lin B						0,84*	-

(RN = Rio Grande do Norte; PE = Pernambuco; AL= Alagoas; SE = Sergipe; BA = Bahia; Lin = Linhagem).

*valores significativos ($p < 0,05$).

Tabela 7. F_{ST} par-a-par entre os sítios amostrais de *C. hippos* para o íntron 1 da proteína ribossomal S7 (nuDNA).

Sítio amostral	1	2	3	4	5
1 RN	-				
2 PE	0,007	-			
3 AL	0,003	0,007	-		
4 SE	-0,002	0,004	-0,01	-	

	5 BA	0,038	0,016	0,0005	0,012	-
--	-------------	-------	-------	--------	-------	---

(RN = Rio Grande do Norte; PE = Pernambuco; AL = Alagoas; SE = Sergipe; BA = Bahia).
 *valores significativos ($p < 0,05$).

Os testes de neutralidade apresentaram simultaneamente valores negativos e significativos apenas para as linhagens, diante os dois marcadores mitocondriais (Tabela 3). Para a análise de *mismatch distributions*, as linhagens mitocondriais apresentaram uma distribuição unimodal (COI e RC), assim como os dados regionais para o íntron 1-S7 (Apêndice C). Entretanto, os resultados regionais mitocondriais (COI e RC) indicam uma distribuição multimodal (Apêndice C). A análise dos desvios do tamanho populacional efetivos (*BSP*) ilustrou, para a abrangência regional, expansão populacional há cerca de 30 mil anos atrás para dados de COI, enquanto que a RC indica dois picos de expansão, há 500 mil e 100 mil anos atrás (Figura 15A, 15B). Quanto às linhagens, os dados COI indicam que a Linhagem A passou por um longo período de expansão no tamanho populacional há cerca de 12500 anos atrás (Figura 15C). Já a Linhagem B apresentou um tamanho populacional estável ao longo do tempo (Figura 15D). Os dados da região controle mostram que a Linhagem A passou por dois períodos de expansão populacional, similares aos dados regionais (Figura 15E), enquanto a Linhagem B passou por um período de expansão há cerca de 150 mil anos atrás (Figura 15F).

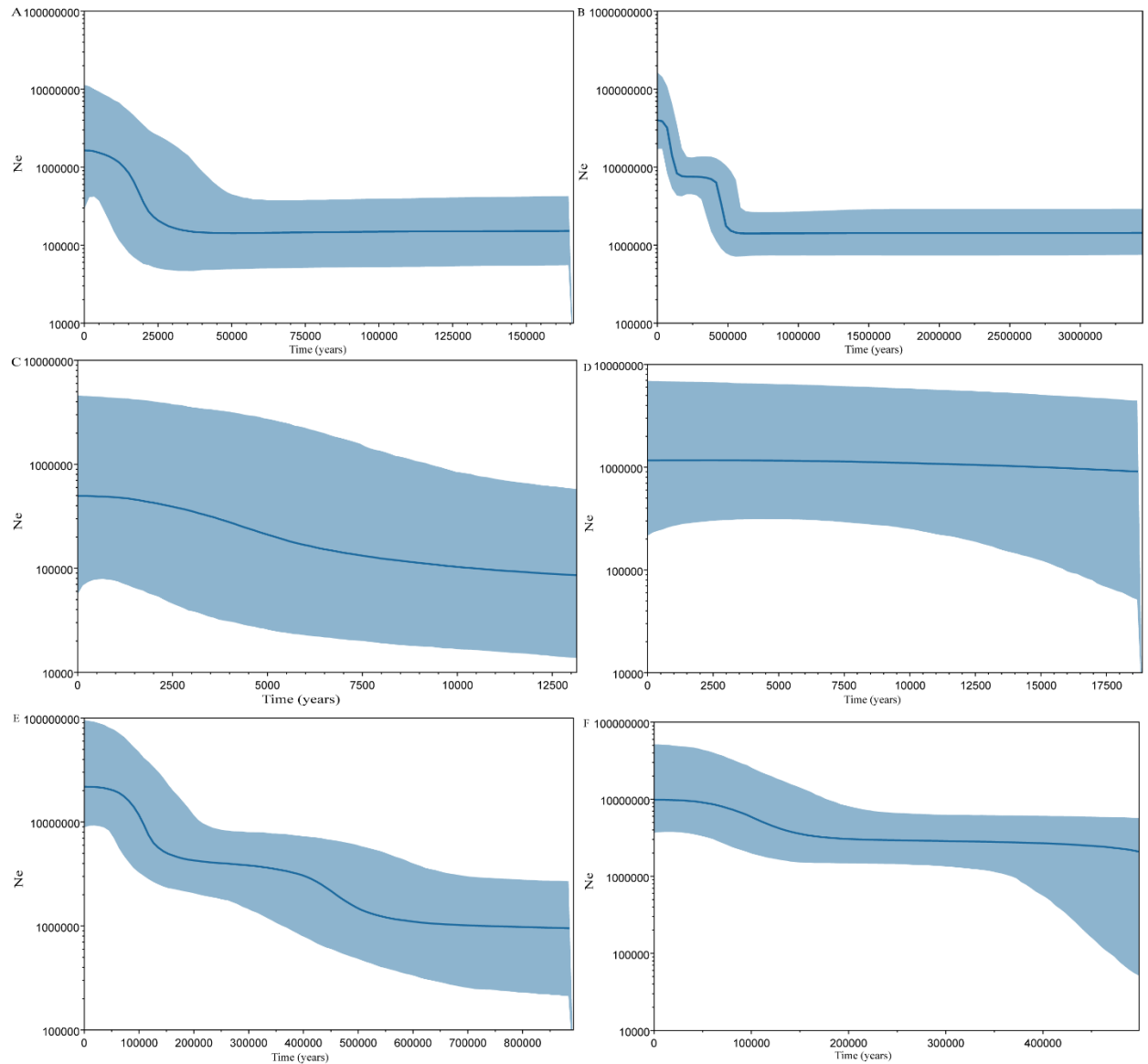


Figura 15. *Bayesian Skyline Plot* evidenciando o desvio histórico do tamanho populacional efetivo de *C. hippos*. No eixo x encontra-se o tempo em anos e no eixo y o tamanho populacional efetivo (N_e). (A) COI –Região Nordeste; (B) RC – Região Nordeste; (C) COI – Linhagem A; (D) COI – Linhagem B; (E) RC – Linhagem A; (F) RC – Linhagem B.

5 DISCUSSÃO

5.1 ESTRUTURA POPULACIONAL TRANSOCEÂNICA E DIVERSIDADE GENÉTICA DE *C. hippos*

A caracterização (estrutura e dinâmica) dos estoques pesqueiros vem sendo cada vez mais importante devido à intensificação da exploração, e os marcadores genéticos, especialmente os mitocondriais, estão sempre muito frequentes em tais abordagens (Cadrin, 2020; da Cunha et al., 2020; Machado et al., 2020). Os resultados aqui obtidos para os dois marcadores mitocondriais ilustram que *Caranx hippos* encontra-se geneticamente estruturada em duas matrilineagens, tanto na abordagem mais global (COI), quanto na região do Nordeste do Brasil (COI e RC). Os haplótipos detectados nessa região compreenderam quase a totalidade da matrilineagem B, assim como quase metade da matrilineagem A. Além disso, valores maiores e similares de diversidade nucleotídica foram encontrados no Mar do Caribe e Atlântico Sudoeste ($\pi = 0,011$; $\pi = 0,009$, respectivamente). Estudos moleculares em peixes recifais demonstraram, similarmente, um acúmulo maior de variação genética nestas regiões (Rocha et al., 2008; Pinheiro et al., 2018; Manel et al., 2020). Apesar da necessidade de uma amostragem mais representativa nas demais regiões, essa maior concentração da diversidade haplotípica e nucleotídica na região do Sudoeste do Brasil (Nordeste + São Paulo) e Mar do Caribe apoia a hipótese destas regiões como possíveis centros de dispersão da espécie para as demais localidades mais ao Norte.

O padrão de estruturação obtido pelo *BAPS* para a abordagem global diante dos dados de COI apoiam tal hipótese, uma vez que os perfis genéticos dos *C. hippos* do Golfo do México e do Atlântico Norte apresentam-se erodidos geneticamente quando comparados ao perfil genético presente no Nordeste brasileiro. Além disso, os valores altos e significativos de F_{ST} par-a-par observados indicam que o fluxo gênico entre a população do Atlântico Norte e as do Mar do Caribe e Atlântico Sul vêm experimentando um regime de perda de conexão ao longo do tempo. A diferenciação entre estas regiões também foi reforçada pelo padrão marcante de divisão ilustrado pelo *Geneland* ($k = 2$). Apesar de haver correntes oceânicas que poderiam promover a conectividade entre estas regiões através do Golfo do México e Mar do Caribe (Corrente de Cayman, Yucatan e Loop), seus padrões de circulação são complexos e parece não haver um caminho direto entre elas (Labastida-Estrada et al., 2019). Além disso, como diferenças de temperatura e salinidade diferenciam estas bacias oceânicas, provavelmente a transição entre o clima tropical e temperado vem exercendo uma barreira gradual ao fluxo

gênico (Spalding et al., 2007) dos *C. hippos* do Atlântico Sul + Mar do Caribe daqueles mais ao Norte.

Por outro lado, o compartilhamento de perfis genéticos e haplótipos entre as regiões do mar caribenho e Brasil é interessante, já que a descarga de água doce da Pluma Amazônica sobre o mar vem sendo considerada uma barreira bem conhecida para algumas espécies marinhas (Rocha, 2003; Floeter et al., 2008; Luiz et al., 2012; Jacobina et al., 2020). Todavia, a história de algumas espécies também têm sugerido a permeabilidade dessa barreira e a estreita coesão genético-evolutiva entre populações de ambos os lados da foz do Amazonas (Rodrigues et al., 2008; Piñeros & Gutierrez-Rodriguez, 2017; Liedke et al., 2020). O compartilhamento genético observado entre os *C. hippos* do Caribe e aqueles do Nordeste do Brasil reforça a permeabilidade da pluma do Amazonas. A ocorrência da espécie de 0-200 metros de profundidade, a existência de uma rica barreira de recifes de coral na boca do Rio Amazonas por volta de 100 metros de profundidade (Moura et al., 2016), a tolerância à grandes variações de salinidade, o comportamento migratório e alto período de duração larval (Smith-Vaniz et al., 1990; McBride & McKeown, 2000), bem como a presença das correntes da Guiana, Norte do Brasil e Norte Equatorial (Putman et al., 2018) podem explicar a capacidade da espécie em permear ao longo da região da pluma do Amazonas, favorecendo o fluxo gênico entre tais províncias.

Para todos os marcadores utilizados, foram encontrados níveis de diversidade genética moderados a altos, similares aos valores encontrados para outros carangídeos economicamente explorados como *Lichia amia* (Henriques et al., 2012), *Seriola lalandi* (Sepúlveda & González, 2017), *Trachurus picturatus* (Moreira et al., 2019) e *Atule mate* (Mat Jaafar et al., 2020). Os níveis de diversidade observados no presente estudo sugerem um tamanho efetivo populacional (N_e) em *C. hippos* minimamente razoável na região estudada. Tamanhos efetivos consideráveis projetam o baixo efeito da deriva genética nas populações freando a probabilidade de gargalos genéticos (Silva et al., 2018). Além disso, esses parâmetros de diversidade e seus desdobramentos como mencionado, indicam alta persistência adaptativa (Faria et al., 2020). Portanto, tais evidências estão de acordo com o status de conservação de *C. hippos* como “Pouco Preocupante”, cujo tamanho populacional é considerado estável pela IUCN (Smith-Vaniz et al., 2019).

Espécies de peixes exploradas intensamente pela pesca normalmente apresentam índices de diversidade genética e de tamanho populacional efetivos mais baixos quando comparados

aos seus congêneres não explorados (Pinsky & Palumbi, 2014; Allendorf et al., 2014). Apesar de esses fatores de ameaça não terem sido identificados nos *C. hippos* aqui estudados, tais achados não podem ser interpretados como um sinal verde para a contínua exploração desta espécie. Estas populações continuam mais vulneráveis à perda de diversidade genética por pressão pesqueira a longo prazo, a partir da constante remoção de indivíduos das populações (da Silva et al., 2016). Além disso, existe uma tendência de menor diversidade genética em espécies exploradas que apresentam alguma subdivisão populacional (Pinsky & Palumbi, 2014), o que é o caso de *C. hippos*. É importante ressaltar que os altos valores globais de diversidade genética podem estar relacionados à diferenciação genética existente.

5.2 ESTRUTURA POPULACIONAL REGIONAL E HISTÓRIA DEMOGRÁFICA DE *C. hippos*

Assim, como na abordagem global, *C. hippos* encontra-se geneticamente estruturada em duas matrilineagens coexistentes no Nordeste do Brasil. No geral, os estudos mais recentes têm revelado, caso a caso, tanto estruturação, como também coesão populacional (Domingues et al., 2018b; Moreira et al., 2019; Liedke et al., 2020; Mat Jaafar et al., 2020). Vários estudos têm portanto utilizado loci mitocondriais para sugerir diversidade críptica ou unidades evolutivamente significativas em espécies de peixes marinhos, inclusive no Atlântico Sudoeste (Machado et al., 2017a; Vicente et al., 2020; Jacobina et al., 2020). Ao se comparar todos os resultados dos loci mitocondriais obtidos no presente estudo com aqueles mencionados na literatura, a hipótese emergente seria a existência de uma clara diversidade críptica em *C. hippos*, tanto na abrangência regional como também naquela mais global incluindo, além do Atlântico Sudoeste, áreas Atlântico Norte, do Golfo do México e do Mar do Caribe.

Reforçando esta idéia, a distância genética K2P de 29,6% entre os grupos ultrapassa a distância interespecífica calculada para membros da família Carangidae para a RC (2,7-11,7%; Arnaud et al., 1999), sendo também levemente superior ao valor de 2% sugerido por Hebert et al. (2003) para o COI ($K2P_{GLOBAL} = 2,07\%$; $K2P_{REGIONAL} = 2,05\%$). Porém, todas as análises aplicadas às sequências nucleares do íntron 1-S7 mostraram forte coesão genético-evolutiva na abordagem regional. O uso combinado de dados mitocondriais com aqueles do genoma nuclear já vem sendo recomendado, há um tempo razoável, para estudos que objetivam analisar a estrutura e a dinâmica das populações das espécies devido à ocorrência de padrões diferenciais de coalescência em ambos os genomas (Lee & Edwards, 2008; Zink & Barrowclough, 2008).

Assim, a estratégia aqui utilizada de uso combinado de dados mtDNA com os nuDNA vem de encontro à tal recomendação e aumenta a acurácia deste estudo.

As incongruências nos padrões revelados por dados nucleares e mitocondriais podem refletir diferenças nos comportamentos das fêmeas e dos machos, especialmente no que se refere à maior ou menor vagilidade entre indivíduos de sexos diferentes, como já observado para outras espécies marinhas (Murray et al., 2017; Green et al., 2018; Day et al., 2019; Roycroft et al., 2019). Além dos aspectos que sustentam a hipótese de machos dispersores e fêmeas residentes como aqui proposto, é importante destacar que o xaréu *C. hippos* é conhecido por cumprir um ciclo reprodutivo anual com dois períodos de desova. Esse fenômeno foi descrito para populações do Mar do Caribe, sendo uma das desovas na estação seca (janeiro e fevereiro) e outra na estação chuvosa (junho e julho) (Posada & Sandoval, 2007). Espécies que apresentam múltiplas desovas tendem a apresentar uma maior variação na capacidade reprodutiva (Alfaro-Martínez et al., 2016), que podem ser refletidas em padrões genéticos. Considerando que os dados mitocondriais (COI) aqui obtidos na abordagem mais global recuperaram a divisão matrilinear, agrupando amostragens caribenhas com aquelas aqui obtidas, é possível sustentar a ideia da ocorrência das duas desovas também do Atlântico Sudoeste. Tais evidências portanto sugerem as matrilineagens genéticas como resultado de duas coortes reprodutivas femininas de *C. hippos* em águas tropicais abaixo do equador. Corroborando esta hipótese, populações de *C. hippos* dos Estados Unidos, que cumprem o ciclo reprodutivo com apenas um período de desova não apresentaram subdivisão populacional para os dados aqui analisados (Smith-Vaniz et al., 2019). Modificações na temperatura e salinidade da água, como consequência de climatologia variável, são fatores bem conhecidos como reguladores de épocas reprodutivas em peixes (Kovach et al., 2010; Rosser, 2015; Lamichhaney et al., 2017; Firkus et al., 2018; Kerr et al., 2019; Condini et al., 2019; Berg et al., 2019; Rogers & Dogherty, 2019). Entretanto, nenhum cenário similar já foi documentado para outras espécies de carangídeos e, para que este fenômeno seja melhor compreendido, seriam necessárias amostragens sazonais durante os dois períodos climáticos, identificando machos, fêmeas e juvenis, por meio marcadores genômicos biparentais.

A hipótese alternativa e mais parcimoniosa é que os padrões divergentes entre regiões mitocondriais e nucleares possam estar associados às diferenças nas taxas mutacionais destes marcadores, uma vez que o DNA nuclear coalesce até quatro vezes mais devagar que o DNA mitocondrial (Zink & Barrowclough, 2008; Toews & Brelsford, 2012). Como consequência, é natural que estas regiões respondam de forma diferencial aos eventos demográficos e

biogeográficos, refletindo aspectos complementares (Després, 2019). Os dados de demografia histórica (*BSP*) se ajustam aos períodos de influência das glaciações pleistocênicas na história demográfica da espécie. Há cerca de 30 mil anos atrás, os *C. hippos* do Nordeste do Brasil teriam passado por um evento de expansão populacional para dados de COI, durante o ciclo interglacial Riss-Wurm que antecedeu o Último Glacial Máximo (*Last Glacial Maximum* – *LGM*), e por dois para RC, também durante os períodos interglaciais (~ 500 mil anos atrás – Gunz-Mindel; ~100 mil anos atrás – Riss-Wurm) (Levin, 2009). O Pleistoceno foi um período marcado por flutuações na temperatura e nível do mar (Chappell & Shackleton, 1986; Adams et al., 1999; Reis et al., 2013), sendo associado a eventos de expansão e retração do tamanho populacional efetivo e diversificação de muitas espécies marinhas como em *Pomatomus saltatrix* (comunicação pessoal, Brito MCGQ), *Megalobrama terminalis* (Chen et al., 2020), *Spondyllosoma cantharus* (Neves et al., 2020), de modo que os resultados aqui encontrados reforçam esta influência.

Durante os ciclos glaciais pleistocênicos, as populações podem ter sido fragmentadas em pequenos isolados, devido à retração e expansão no nível do mar e às oscilações de temperatura. Nestes períodos, o DNA mitocondrial pode ter sido capaz de acumular variação genética diferencial entre os pequenos isolados, enquanto o material nuclear teria retido a variação ancestral (Després, 2019). Entretanto, durante os ciclos interglaciais, com os aumentos do nível e da temperatura do mar, fenômenos de expansão populacional podem ter ocorrido e as populações, antes alopátricas, entraram em contato novamente. Este isolamento entre as matrinhagens é reforçado pela profunda distância genética entre elas ($COI_{REGIONAL} = 2,05\%$; $RC = 29,6\%$). Uma vez que o material mitocondrial não está sujeito à recombinação, retém as diferenças genéticas fixadas durante o isolamento (ciclos glaciais), enquanto o material nuclear recombina (Avice, 2000). Além disso, durante este período, houve uma redução significativa da área de cobertura estuarina (Dolby et al., 2020), ambientes essenciais durante os estágios iniciais do desenvolvimento de *C. hippos*. Alguns estudos evidenciam a diferenciação populacional associada diferentes refúgios estuarinos (ciclos glaciais) com posterior mistura de populações com o aumento da disponibilidade e expansão deste habitat (ciclos interglaciais), especialmente em regiões com plataforma continental estreita, como é o caso da costa brasileira (Dolby et al., 2016, 2018). Reforçando esta hipótese, a análise de distribuição *mismatch*, para ambos marcadores mitocondriais, refletiu um padrão multimodal, capaz de sugerir contato secundário recente entre as matrinhagens outrora isoladas (Rogers & Harpending, 1992). Casos similares já foram identificados para outras espécies (Ravago-Gotanco & Juinio-Meñez,

2010; Perea et al., 2016; Ravago-Gotanco et al., 2018; Després, 2019; Hinojosa et al., 2019; Labrador et al., 2021), incluindo carangídeos (e.g. 2005; *Seriola durmeli* – Šegvić-Bubić et al., 2016; *Seriola rivoliana* – Mendoza-Portillo et al., 2020). Este fenômeno pode, portanto, explicar a existência do padrão complexo de estruturação populacional em duas matrilineagens ocorrendo em simpatria.

A matrilineagem A passou por um longo período de expansão populacional, durante o final do *LGM* (~12500 anos atrás) diante dos dados de COI. Esse sinal foi recuperado pelos dados da RC, com dois picos de expansão: um durante o ciclo interglacial Gunz-Mindel (~500 mil anos atrás) e outro mais recente durante o ciclo interglacial Riss-Wurm (~100 mil anos atrás). A matrilineagem B se manteve estável para os dados de COI, e passou por uma expansão populacional durante o ciclo glacial Riss (~150 mil anos atrás) (Levin, 2009) diante dos dados da RC. A expansão populacional destas linhagens também foi reforçada pelos valores negativos e significativos dos testes de neutralidade F_s de F_u e D de Tajima. Com estes resultados, *C. hippos* reforça um cenário demográfico relacionado às glaciações pleistocênicas cada vez mais compartilhado entre espécies marinhas.

5.3 IMPLICAÇÕES CONSERVACIONISTAS

Informações acerca da estrutura e diversidade genética, bem como da biologia e ecologia, são cruciais para o delineamento e sucesso de planos de manejo (Frankham et al., 2008). *Caranx hippos*, apesar do apelo econômico e ecológico, possui poucas informações acerca desses aspectos, além de não possuir planos de manejo específicos. Apesar de serem necessários dados acerca da dinâmica populacional da espécie, com base nos dados de COI, pôde-se identificar duas possíveis unidades de manejo. Estas unidades foram sustentadas pelos diferentes cenários testados pela AMOVA (F_{CT} = 0,22), bem como pelas demais análises de estruturação populacional *BAPS* e *Geneland*.

Para a população do Atlântico Norte, representada aqui pelos Estados Unidos, um grau acentuado de diferenciação foi encontrado. Os valores altos e significativos de F_{ST} par-a-par daquela região em relação às demais bacias oceânicas (Atlântico Sudoeste e Mar do Caribe), indica possível redução de fluxo gênico. Este achado sugere que essa população deva ser tratada como uma unidade de manejo diferente das demais, em conjunto com aquela do Golfo do México, com a qual formou um cluster genético único pelo *Geneland* (*Cluster 2*).

A outra unidade de manejo seria equivalente aos *C. hippos* do Mar do Caribe (Colômbia e Belize) e aqueles do Atlântico Sudoeste (Brasil: Rio Grande do Norte, Pernambuco, Alagoas, Sergipe, Bahia e São Paulo). A coesão dessas populações em uma única unidade para fins conservacionistas se dá pela baixa e não significativa diferenciação genética entre elas, além do compartilhamento de haplótipos e de um perfil genético exclusivo (*BAPS*), formação de um único cluster genético pelo Geneland (*Cluster 1*) e mesmo padrão de estruturação populacional em duas matrilineagens coexistentes. É importante ressaltar que, após uma melhor caracterização das duas linhagens que coocorrem nessas regiões, práticas de manejo distintas podem ser necessárias.

Apesar de traços de contração no tamanho populacional não terem sido identificados, baixos níveis de diversidade genética para o marcador COI, mesmo com alto tamanho amostral, foram identificados para a matrilineagem A, formada por todos os sítios amostrais analisados [Estados Unidos (Atlântico e Golfo do México), Caribe e Brasil]. Durante a época reprodutiva, *C. hippos* é muito vulnerável à captura de indivíduos que ainda não atingiram a maturidade sexual e, portanto, não contribuem para a próxima geração. Caiafa-Hernández et al. (2011), recomendaram que a pesca de xaréus seja focada em anzóis, a fim de capturar indivíduos maiores, e definiram um tamanho mínimo de captura de 64 cm (comprimento de garfo), o que evitaria a captura de indivíduos imaturos/juvenis. No Nordeste do Brasil, durante os anos de 1998 a 2001, apesar de o tamanho médio pescado ter sido de 65,5 cm de comprimento, superior ao indicado por Caiafa-Hernández et al. (2011), indivíduos com cerca de 8,4 cm foram capturados (Nóbrega et al., 2009). Isto sugere que juvenis estão sendo capturados, o que pode inviabilizar a renovação das populações. Similarmente, foi identificado que grande parte dos peixes capturados no Caribe colombiano estavam sexualmente imaturos (Caiafa-Hernández et al., 2011; Altamar et al., 2015; Escobar et al., 2019). Esta pressão de captura sobre juvenis pode estar relacionada aos traços de baixa diversidade desta matrilineagem. Isto reforça o apelo conservacionista para a espécie, indicando a necessidade da implementação de planos de manejo que impeçam a captura de juvenis.

Quanto aos dados regionais (Nordeste do Brasil), menores índices de diversidade genética foram encontrados para as amostras do estado de Alagoas e Sergipe, em ambas as matrilineagens. Estes valores são inferiores aos encontrados para outros carangídeos economicamente explorados (Henriques et al., 2012; Sepúlveda & González, 2017; Moreira et al., 2019; Mat Jaafar et al., 2020) e podem ser indicativos de tamanhos efetivos pequenos e

sobreexploração do recurso. Estas localidades podem representar potenciais prioridades de conservação em planos de manejo futuros.

6 CONCLUSÃO

As informações geradas a partir dos presentes dados evidenciam diferenciação genética profunda entre os *C. hippos* do Atlântico Norte e Mar do Caribe + Atlântico Sul, com possível ausência/redução de fluxo gênico perante os dados de F_{ST} . Esta diferenciação pode estar relacionada à transição climática entre as regiões. Além disso, a espécie encontra-se geneticamente estruturada em duas matrilineagens coexistentes tanto na abordagem regional, quanto transoceânica (Nordeste do Brasil e Mar do Caribe). A história demográfica da espécie pode estar intimamente relacionada aos períodos glaciais e interglaciais pleistocênicos, com linhagens historicamente alopátricas com contato secundário contemporâneo, explicando a simpatria dos grupos. Apesar de traços de contrações populacionais não terem sido identificados, baixos níveis de diversidade genética foram encontrados para a matrilineagem A perante dados de COI, representada por todas as bacias oceânicas estudadas, mesmo com um alto número amostral. Esta pode representar uma prioridade de conservação em planos de manejo futuros, havendo a necessidade de uma melhor caracterização da mesma. Em um âmbito mais global, duas unidades evolutivas preliminares podem ser consideradas para conservação a partir destes dados: (1) Atlântico Norte e Golfo do México e (2) Mar do Caribe e Atlântico Sul. Entretanto, para maior robustez no delineamento dos planos, na caracterização destes estoques e das matrilineagens, é necessário uma amostragem mais significativa dos demais locais de ocorrência da espécie, incluindo aqueles não inseridos neste trabalho (Continente Africano). Além disso, novos marcadores devem ser incorporados às análises, como painéis de *SNPs* ou microssatélites, a fim de melhor entender a existência destas unidades como unidades de manejo distintas, bem como os processos que levaram ao seu estabelecimento.

REFERÊNCIAS

- ABOIM, M. A.; MENEZES, G. M.; SCHLITT, T.; ROGERS, A. D. Genetic structure and history of populations of the deep-sea fish *Helicolenus dactylopterus* (Delaroche, 1809) inferred from mtDNA sequence analysis. **Molecular Ecology**, v. 14, n. 5, p. 1343-1354, 2005.
- ABREU, J. M. S.; WALTZ, B. T.; ALBERT, J. S.; PIORSKI, N. M. Genetic differentiation through dispersal and isolation in two freshwater fish species from coastal basins of Northeastern Brazil. **Neotropical Ichthyology**, v. 18, n. 3, 2020.
- ADAMS, J.; MASLIN, M.; THOMAS, E. Sudden climate transitions during the Quaternary. **Progress in physical geography**, v. 23, n. 1, p. 1-36, 1999.
- ALFARO-MARTÍNEZ, S.; BUSTOS-MONTES, D.; SALAS-CASTRO, S.; GÓMEZ-LEÓN, J.; RUEDA, M. Fecundidad del jurel aleta amarilla, *Caranx hippos* (Linnaeus) en el Caribe colombiano. **Boletín de Investigaciones Marinas y Costeras-INVEMAR**, v. 45, n. 1, p. 123-134, 2016.
- ALLENDORF, F. W.; ENGLAND, P. R.; LUIKART, G.; RITCHIE, P. A.; RYMAN, N. Genetic effects of harvest on wild animal populations. **Trends in ecology & evolution**, 23(6), 327-337, 2008.
- ALLENDORF, F. W.; BERRY, O.; RYMAN, N. So long to genetic diversity, and thanks for all the fish. **Molecular ecology**, v. 23, n. 1, p. 23-25, 2014.
- ALI, F. S.; ISMAIL, M.; ALY, W. DNA barcoding to characterize biodiversity of freshwater fishes of Egypt. **Molecular Biology Reports**, v. 47, n. 8, p. 5865-5877, 2020.
- ALTAMAR, J.; MANJARRÉS-MARTÍNEZ, L.; DUARTE, L. O.; CUELLO, F.; ESCOBAR-TOLEDO, F. ¿Qué tamaños deberíamos pescar. **Autoridad Nacional de Acuicultura y Pesca (AUNAP)–Universidad del Magdalena, Santa Marta**, 2015.
- ANDRADE, F. R. S.; AFONSO, A. S.; HAZIN, F. H. V.; MENDONÇA, F. F.; TORRES, R. A.; Population genetics reveals global and regional history of the apex predator *Galeocerdo cuvier* (carcharhiniformes) with comments on mitigating shark attacks in north-eastern brazil. **Marine Ecology**, 00:e12640, 2021.
- ARNAUD, S.; BONHOMME, F.; BORSA, P. Mitochondrial DNA analysis of the genetic relationships among populations of scad mackerel (*Decapterus macarellus*, *D. macrosoma*, and *D. russelli*) in South-East Asia. **Marine Biology**, v. 135, n. 4, p. 699-707, 1999.
- ASHIQ UR RAHMAN, M.; PRASANNAKUMAR, C.; MOHANCHANDER, P.; MANIKANTAN, G.; AJMAL KHAN, S.; LYLA, P. S. Identification of eggs, larva and adults of *Scylla serrata* (Forsskal, 1775) using DNA barcodes. **Journal of Aquatic Biology & Fisheries**, v. 7, p. 24-30, 2019.
- AVISE, J. C. **Phylogeography: the history and formation of species**. Harvard university press, 2000.
- BARBUTO, M.; GALIMBERTI, A.; FERRI, E.; LABRA, M.; MALANDRA, R.; GALLI, P.; CASIRAGHI, M. DNA barcoding reveals fraudulent substitutions in shark seafood products: the Italian case of “palombo” (*Mustelus spp.*). **Food research international**, 43(1), 376-381, 2010.

BERG, F.; SLOTT, A.; ANDERSSON, L.; FOLKVORD, A. Genetic origin and salinity history influence the reproductive success of Atlantic herring. **Marine Ecology Progress Series**, v. 617, p. 81-94, 2019.

BEVERTON, R. J. H. Small marine pelagic fish and the threat of fishing; are they endangered?. **Journal of Fish Biology**, v. 37, p. 5-16, 1990.

BICKFORD, D.; LOHMAN, D. J.; SODHI, N. S.; NG, P. K.; MEIER, R.; WINKER, K.; DAS, I. Cryptic species as a window on diversity and conservation. **Trends in ecology & evolution**, v. 22, n. 3, p. 148-155, 2007.

BIGNOTTO, T. S.; MANIGLIA, T. C.; GOMES, V. N.; OLIVEIRA, I. J. D.; AGOSTINHO, C. S.; PRIOLI, S. M. A. P.; PRIOLI, A. J. Genetic evidence for a species complex within the piranha *Serrasalmus maculatus* (Characiformes, Serrasalminae) from three Neotropical river basins based on mitochondrial DNA sequences. **Genetics and molecular biology**, v. 43, n. 1, 2020.

BINGPENG, X.; HESHAN, L.; ZHILAN, Z.; CHUNGUANG, W.; YANGUO, W.; JIANJUN, W. DNA barcoding for identification of fish species in the Taiwan Strait. **PloS one**, v. 13, n. 6, p. e0198109, 2018.

BONECKER, A. C. T.; NAMIKI, C. A. P., de CASTRO, M. S. CAMPOS, P. N. 2014. Ordem Perciformes. In Catálogo dos estágios iniciais de desenvolvimento dos peixes da bacia de Campos [online]. Curitiba: Sociedade Brasileira de Zoologia, 2014, pp. 180- 265. Zoologia: guias e manuais de identificação series. ISBN 978-85-98203-10-2. Available from SciELO Books <<http://books.scielo.org/>>.

BORRERO-PÉREZ, G. H.; GONZÁLEZ-WANGÜEMERT, M.; MARCOS, C.; PÉREZ-RUZAF, A. Phylogeography of the Atlanto-Mediterranean Sea cucumber *Holothuria (Holothuria) magmata*: the combined effects of historical processes and current oceanographical pattern. **Molecular ecology**, 20(9), 1964-1975, 2011.

BOUCKAERT, R.; HELED, J.; KÜHNERT, D.; VAUGHAN, T.; WU, C. H.; XIE, D.; SUCHARD, M. A.; RAMBAUT, A.; DRUMMOND, A. J. BEAST 2: a software platform for Bayesian evolutionary analysis. **PLoS Computational Biology** 10 (4): e1003537, 2014.

BRADBURY, I. R.; LAUREL, B.; SNELGROVE, P. V.; BENTZEN, P.; CAMPANA, S. E. Global patterns in marine dispersal estimates: the influence of geography, taxonomic category and life history. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, 275(1644), 1803-1809, 2008.

CADRIN, S. X.; KARR, L. A.; MARIANI, S. Stock identification methods: an overview. In: **Stock identification methods**, p. 1-5, 2014.

CADRIN, S. X. Defining spatial structure for fishery stock assessment. **Fisheries Research**, v. 221, p. 105397, 2020.

CAIAFA, I.; NARVÁEZ, J.; BORRERO, S. Some aspects of the population dynamics of the crevalle jack *Caranx hippos* (Pisces: Carangidae) in Bocas de Ceniza, Colombian Caribbean. **Revista MVZ Córdoba**, v. 16, n. 1, p. 2324-2335, 2011.

CAIAFA-HERNÁNDEZ, I.; NARVÁEZ-BARANDICA, J.; ACERO-PIZARRO, A. Genetic variation and genetic structure of *Caranx hippos* (Teleostei: Carangidae) in the Colombian Caribbean. **Revista de Biología Tropical**, v. 66, n. 1, p. 122-135, 2018.

CALEGARI, B. B.; AVILA, E. F.; REIS, R. E.; ALHO, C. S. DNA barcode authentication

reveals highly fraudulent Cod commerce in Porto Alegre, Brazil. **Forensic Science International: Reports**, 2, 100072, 2020.

CARVALHO-FILHO, A. Peixes da Costa Brasileira, São Paulo, Melro, 320pp, 1999.

CHAPPELL, J.; SHACKLETON, N. J. Oxygen isotopes and sea level. **Nature**, v. 324, n. 6093, p. 137-140, 1986.

CHEN, W.; LI, C.; CHEN, F.; LI, Y.; YANG, J.; LI, J.; LI, X. Phylogeographic analyses of a migratory freshwater fish (*Megalobrama terminalis*) reveal a shallow genetic structure and pronounced effects of sea-level changes. **Gene**, v. 737, p. 144478, 2020.

CHENG, J.; XIAO, J.; SONG, N.; SAHA, S.; QIN, J.; NOMURA, H.; GAO, T. Molecular phylogeny reveals cryptic diversity and swim bladder evolution of Sillaginidae fishes (Perciformes) across the Indo-West Pacific Ocean. **Diversity and Distributions**, v. 27, n. 1, p. 82-94, 2021.

CHOW, S.; HAZAMA, K. Universal primers for S7 ribosomal protein gene introns in fish. **Molecular Ecology** 7: 1255-1256, 1998.

CLEMENT, M.; SNELL, Q.; WALKER, P.; POSADA, D.; CRANDALL, K. TCS: estimating gene genealogies. In: **Parallel and Distributed Processing Symposium, International**. IEEE Computer Society, 2002. p. 0184-0184.

CONDINI, M. V.; PEREYRA, P. E.; GARCIA, A. M.; SAINT'PIERRE, T. D.; CENI, G.; LUGO, R.; ALBUQUERQUE, C. Q. Use of fresh water by an estuarine-resident marine catfish: evidence from gonadal and otolith chemistry analyses. **Marine Biological Association of the United Kingdom. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom**, v. 99, n. 7, p. 1667-1674, 2019.

COPPINGER, C. R.; JAMES, N.; GOUWS, G.; MANN, B. Q.; GUISSAMULO, A.; MWALE, M. Assessing the genetic diversity of catface grouper *Epinephelus andersoni* in the subtropical Western Indian Ocean. **Fisheries Research**, v. 218, p. 186-197, 2019.

CORANDER, J.; MARTTINEN, P. Bayesian identification of admixture events using multilocus molecular markers. **Molecular ecology**, v. 15, n. 10, p. 2833-2843, 2006.

CORANDER, J.; MARTTINEN, P.; SIRÉN, J.; TANG, J. Enhanced Bayesian modelling in BAPS software for learning genetic structures of populations. **BMC Bioinf.**, 9 (1):1, 2008.

CROW, K. D.; MUNEHARA, H.; KANAMOTO, Z.; BALANOV, A.; ANTONENKO, D.; BERNARDI, G. Maintenance of species boundaries despite rampant hybridization between three species of reef fishes (Hexagrammidae): implications for the role of selection. **Biological Journal of the Linnean society**, v. 91, n. 1, p. 135-147, 2007.

COWEN, R. K.; LWIZA, K. M.; SPONAUGLE, S.; PARIS, C. B.; OLSON, D. B. Connectivity of marine populations: open or closed?. **Science**, 287(5454), 857-859, 2000.

COWEN, R. K.; PARIS, C. B.; SRINIVASAN, A. Scaling of connectivity in marine populations. **Science**, v. 311, n. 5760, p. 522-527, 2006.

COWEN, R. K.; SPONAUGLE, S. Larval dispersal and marine population connectivity. **Annual Review of Marine Science**, 1, 443-466, 2009.

DA CUNHA, D. B.; RODRIGUES-FILHO, L. F. S.; DE LUNA SALES, J. B.; RÊGO, P.; QUEIROZ, C.; SAMPAIO, I.; VALLINOTO, M. Molecular Inferences on *Scomberomorus brasiliensis*, From the Western South Atlantic, Based on Two Mitochondrial Genes. **Frontiers in Marine Science**, 2020.

- DAMERAU, M.; FREESE, M.; HANEL, R. Multi-gene phylogeny of jacks and pompanos (Carangidae), including placement of monotypic vadigo *Campogramma glaycos*. **Journal of fish biology**, v. 92, n. 1, p. 190-202, 2018.
- DARRIBA, D.; TABOADA, G.L.; DOALLO, R.; POSADA, D. jModelTest 2: more models, new heuristics and parallel computing. **Nature Methods**, 9(8), 772, 2012.
- da SILVA, R.; SAMPAIO, I.; SCHNEIDER, H.; GOMES, G. Lack of Spatial Subdivision for the Snapper *Lutjanus purpureus* (Lutjanidae–Perciformes) from Southwest Atlantic Based on Multi-Locus Analyses. **PloS one**, v. 11, n. 8, p. e0161617, 2016.
- DAY, J.; CLARK, J. A.; WILLIAMSON, J. E.; BROWN, C.; GILLINGS, M. Population genetic analyses reveal female reproductive philopatry in the oviparous Port Jackson shark. **Marine and Freshwater Research**, v. 70, n. 7, p. 986-994, 2019.
- de CAMPOS TELLES, M. P.; COLLEVATTI, R. G.; DA COSTA, M. C.; BARTHEM, R. B.; DA SILVA, N. J.; NETO, A. C. S.; DINIZ-FILHO, J. A. F. A geographical genetics framework for inferring homing reproductive behavior in fishes. **Genetica**, 139(2), 243-253, 2011.
- de NÓBREGA, M. F.; LESSA, R. P. Descrição e composição das capturas da frota pesqueira artesanal da região nordeste do Brasil. **Arquivos de Ciências do Mar**, v. 40, n. 2, p. 64-74, 2007.
- DESPRÉS, L. One, two or more species? Mitonuclear discordance and species delimitation. **Molecular Ecology**, 2019, 28: 3845– 3847
- DÍAZ-JAIMES, P.; BAYONA-VÁSQUEZ, N. J.; ESCATEL-LUNA, E.; URIBE-ALCOCER, M.; PECORARO, C.; ADAMS, D. H.; BABBUCCI, M. Population genetic divergence of bonnethead sharks *Sphyrna tiburo* in the western North Atlantic: Implications for conservation. **Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems**, 2020.
- DIBATTISTA, J. D.; BERUMEN, M. L.; GAITHER, M. R.; ROCHA, L. A.; EBLE, J. A.; CHOAT, J. H.; BOWEN, B. W. After continents divide: comparative phylogeography of reef fishes from the Red Sea and Indian Ocean. **Journal of Biogeography**, v. 40, n. 6, p. 1170-1181, 2013.
- DOLBY, G. A.; HECHINGER, R.; ELLINGSON, R. A.; FINDLEY, L. T.; LORDA, J.; JACOBS, D. K. Sea-level driven glacial-age refugia and post-glacial mixing on subtropical coasts, a palaeohabitat and genetic study. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 283, n. 1843, p. 20161571, 2016.
- DOLBY, G. A.; ELLINGSON, R. A.; FINDLEY, L. T.; JACOBS, D. K. How sea level change mediates genetic divergence in coastal species across regions with varying tectonic and sediment processes. **Molecular ecology**, v. 27, n. 4, p. 994-1011, 2018.
- DOLBY, G. A.; BEDOLLA, A. M.; BENNETT, S. E.; JACOBS, D. K. Global physical controls on estuarine habitat distribution during sea level change: Consequences for genetic diversification through time. **Global and Planetary Change**, v. 187, p. 103128, 2020.
- DOMINGUES, V. S.; SANTOS, R. S.; BRITO, A.; ALMADA, V. C. Historical population dynamics and demography of the eastern Atlantic pomacentrid *Chromis limbata* (Valenciennes, 1833). **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 40, n. 1, p. 139-147, 2006.
- DOMINGUES, R. R.; HILSDORF, A. W. S.; GADIG, O. B. F. The importance of considering genetic diversity in shark and ray conservation policies. **Conservation Genetics**, v. 19, n. 3,

p. 501-525, 2018a.

DOMINGUES, R. R.; HILSDORF, A. W.; SHIVJI, M. M.; HAZIN, F. V.; GADIG, O. B. Effects of the Pleistocene on the mitochondrial population genetic structure and demographic history of the silky shark (*Carcharhinus falciformis*) in the western Atlantic Ocean. **Reviews in Fish Biology and Fisheries**, v. 28, n. 1, p. 213-227, 2018b.

DONALDSON, K. A.; WILSON, J. R.; RAYMOND, R. Amphi-panamic geminates of snook (Percoidei: Centropomidae) provide a calibration of the divergence rate in the mitochondrial DNA control region of fishes. **Molecular phylogenetics and evolution**, v. 13, n. 1, p. 208-213, 1999.

dos SANTOS FREITAS, A.; DA SILVA, R.; SAMPAIO, I.; SCHNEIDER, H. The mitochondrial control region reveals genetic structure in southern kingcroaker populations on the coast of the Southwestern Atlantic. **Fisheries Research**, v. 191, p. 87-94, 2017.

DOU, C.; MUHAMMAD, F.; LIU, L.; GONG, L.; CHEN, Y.; GUO, B.; LÜ, Z. Population diversity of *Cistopus indicus* inferred from mitochondrial DNA (Cytochrome b) variation from China and Vietnam. **Molluscan Research**, 40(1), 1-7, 2020.

DRUMMOND, A. J.; RAMBAUT, A.; SHAPIRO, B. E. T. H.; PYBUS, O. G. Bayesian coalescent inference of past population dynamics from molecular sequences. **Molecular biology and evolution**, v. 22, n. 5, p. 1185-1192, 2005.

DUARTE, M. R.; TUBINO, R. A.; MONTEIRO-NETO, C.; MARTINS, R. R. M.; VIEIRA, F. C.; ANDRADE-TUBINO, M. F.; SILVA, E. P. Genetic and morphometric evidence that the jacks (Carangidae) fished off the coast of Rio de Janeiro (Brazil) comprise four different species. **Biochemical Systematics and Ecology**, 71, 78-86, 2017.

DUBOIS, M.; ROSSI, V.; SER-GIACOMI, E.; ARNAUD-HAOND, S.; LÓPEZ, C.; HERNÁNDEZ-GARCÍA, E. Linking basin-scale connectivity, oceanography and population dynamics for the conservation and management of marine ecosystems. **Global ecology and biogeography**, 25(5), 503-515, 2016.

ESCOBAR, R.; LUNA-ACOSTA, A.; CABALLERO, S. DNA barcoding, fisheries and communities: What do we have? Science and local knowledge to improve resource management in partnership with communities in the Colombian Caribbean. **Marine Policy**, v. 99, p. 407-413, 2019.

EXCOFFIER, L.; LISCHER, H. E. L. Arlequin suite ver 3.5: A new series of programs to perform population genetics analyses under Linux and Windows. **Molecular Ecology Resources**, 10: 564-567, 2010.

FAO, 2012. The state of world fisheries and aquaculture. **Food and Agriculture Organization of the United Nations**, Rome, p. 1-153, 2012.

FAO, 2018. The state of world fisheries and aquaculture. In: Meeting the sustainable development goals pp. 1–230. **Food and Agriculture Organization of the United Nations**. Disponível em: <<https://www.fao.org/publications>>.

(FAO). (2018).

FAO, 2020. Smith-Vaniz, W. F. Carangidae. Disponível em <<http://www.fao.org/tempref/docrep/fao/009/x2400e/x2400e51.pdf>>. Acesso em 10/10/2020.

FARIA, D. M.; DA SILVA JR, J. M.; PIRES COSTA, L.; REZENDE PAIVA, S.; MARINO, C. L.; ROLLO JR, M. M.; CAZERTA FARRO, A. P. Low mtDNA diversity in a highly

differentiated population of spinner dolphins (*Stenella longirostris*) from the Fernando de Noronha Archipelago, Brazil. **Plos one**, v. 15, n. 4, p. e0230660, 2020.

FÉLIX-LÓPEZ, D. G.; BOLAÑO-MARTINEZ, N.; DÍAZ-JAIMES, P.; OÑATE-GONZÁLEZ, E. C.; RAMÍREZ-PÉREZ, J. S.; GARCÍA-RODRÍGUEZ, E.; SAAVEDRA-SOTELO, N. C. Possible female philopatry of the smooth hammerhead shark *Sphyrna zygaena* revealed by genetic structure patterns. **Journal of fish biology**, v. 94, n. 4, p. 671-679, 2019.

FELIZOLA FREIRE, K. M.; COSTA ARAUJO LUZ, R. M.; GASPAR DOS SANTOS, A. C.; de OLIVEIRA, C. S. Analysis of the onshore competitive recreational fishery in Sergipe. **Boletim do Instituto de Pesca**, 43(4), 487-501, 2017.

FIRKUS, T.; RAHEL, F. J.; BERGMAN, H. L.; CHERRINGTON, B. D. Warmed winter water temperatures alter reproduction in two fish species. **Environmental management**, v. 61, n. 2, p. 291-303, 2018.

FLOETER, S. R.; ROCHA, L. A.; ROBERTSON, D. R.; JOYEUX, J. C.; SMITH-VANIZ, W. F.; WIRTZ, P.; BRITO, A. Atlantic reef fish biogeography and evolution. **Journal of Biogeography**, v. 35, n. 1, p. 22-47, 2008.

FLOWERS, K. I.; AJEMIAN, M. J.; BASSOS-HULL, K.; FELDHEIM, K. A.; HUETER, R. E.; PAPASTAMATIOU, Y. P.; CHAPMAN, D. D. A review of batoid philopatry, with implications for future research and population management. **Marine Ecology Progress Series**, 562, 251-261, 2016.

FRANKHAM, R.; BALLOU, S. E. J. D.; BRISCOE, D. A.; BALLOU, J. D. Introduction to conservation genetics. Cambridge university press, 2002.

FRANKHAM, R.; BALLOU, J. D.; BRISCOE, D. A. Fundamentos de genética da conservação. **Ribeirão Preto: Sociedade Brasileira de Genética**, 2008.

FRANKHAM, R. Where are we in conservation genetics and where do we need to go? **Conservation Genetics**, v. 11, n. 2, p. 661-663, 2010.

FRIEDLANDER, A. M.; BALLESTEROS, E.; FAY, M., SALA, E. Marine communities on oil platforms in Gabon, West Africa: high biodiversity oases in a low biodiversity environment. **PLoS One**, 9(8), e103709, 2014.

FRISK, M. G.; JORDAAN, A.; MILLER, T. J. Moving beyond the current paradigm in marine population connectivity: are adults the missing link?. **Fish and Fisheries**, v. 15, n. 2, p. 242-254, 2014.

FU, Yun-Xin. Statistical tests of neutrality of mutations against population growth, hitchhiking and background selection. **Genetics**, v. 147, n. 2, p. 915-925, 1997.

GAMA-MAIA, D. J.; TORRES, R. A. Fine-scale genetic structuring, divergent selection, and conservation prospects for the overexploited crab (*Cardisoma guanhumi*) in tropical mangroves from North-eastern Brazil. **Marine Biological Association of the United Kingdom. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom**, v. 96, n. 8, p. 1677, 2016.

GARCÍA-CAGIDE, A.; CLARO, R.; KOSHELEV, B. V. 1994. Reproducción. p. 187-262. In CLARO, R. (Ed.) Ecología de los peces marinos de Cuba. Inst. Oceanol. Acad. Cienc. Cuba. and Cen. Invest. Quintana Roo (CIQRO) México.

GERVASI, C. Poor Jack: The Plight of a Forgotten Fish. 2019.

GIGLIO, V. J.; LUIZ, O. J.; GERHARDINGER, L. C. Depletion of marine megafauna and

- shifting baselines among artisanal fishers in eastern Brazil. **Animal Conservation**, v. 18, n. 4, p. 348-358, 2015.
- GREEN, M. E.; ANASTASI, B. R.; HOBBS, J. P. A.; FELDHEIM, K.; MCAULEY, R.; PEVERELL, S.; VAN HERWERDEN, L. Mixed-marker approach suggests maternal philopatry and sex-biased behaviours of narrow sawfish *Anoxypristis cuspidata*. **Endangered Species Research**, v. 37, p. 45-54, 2018.
- GUILLOT, G.; MORTIER, F.; ESTOUP, A. GENELAND: a computer package for landscape genetics. **Molecular ecology notes**, v. 5, n. 3, p. 712-715, 2005.
- HAEDRICH, R. 1983. Estuarine fishes. In: KETCHUM, B. H. (Ed.) *Ecosystems of the World. Estuaries and Enclosed Seas*, pp. 183-207, 1983.
- HALL, T. A. BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT. In: **Nucleic acids symposium series**. [London]: Information Retrieval Ltd., c1979-c2000., 1999. p. 95-98.
- HALL, T.; BIOSCIENCES, I.; CARLSBAD, C. BioEdit: an important software for molecular biology. **GERF Bull Biosci**, v. 2, n. 1, p. 60-61, 2011.
- HANEY, R. A.; SILLIMAN, B. R.; RAND, D. M. Effects of selection and mutation on mitochondrial variation and inferences of historical population expansion in a Caribbean reef fish. **Molecular phylogenetics and evolution**, v. 57, n. 2, p. 821-828, 2010.
- HARTL, D. L.; CLARK, A. G. **Princípios de Genética de Populações-4**. Artmed Editora, 2010.
- HAUSER, L.; ADCOCK, G. J.; SMITH, P. J.; RAMÍREZ, J. H. B.; CARVALHO, G. R. Loss of microsatellite diversity and low effective population size in an overexploited population of New Zealand snapper (*Pagrus auratus*). **Proceedings of the National Academy of Sciences**, 99(18), 11742-11747, 2002.
- HAUSER, L.; CARVALHO, G. R. Paradigm shifts in marine fisheries genetics: ugly hypotheses slain by beautiful facts. **Fish and Fisheries**, v. 9, n. 4, p. 333-362, 2008.
- HEALEY, A. J.; MCKEOWN, N. J.; TAYLOR, A. L.; PROVAN, J.; SAUER, W.; GOUWS, G.; SHAW, P. W. Cryptic species and parallel genetic structuring in Lethrinid fish: Implications for conservation and management in the southwest Indian Ocean. **Ecology and evolution**, 8(4), 2182-2195, 2018.
- HELLBERG, R. S.; ISAACS, R. B.; HERNANDEZ, E. L. Identification of shark species in commercial products using DNA barcoding. **Fisheries research**, v. 210, p. 81-88, 2019.
- HENRIQUES, R.; POTTS, W. M.; SAUER, W. H. H.; SHAW, P. W. Evidence of deep genetic divergence between populations of an important recreational fishery species, *Lichia amia* L. 1758, around southern Africa. **African Journal of Marine Science**, 34(4), 585-591, 2012.
- HINOJOSA, J. C.; KOUBÍNOVÁ, D.; SZENTECZKI, M. A.; PITTELOUD, C.; DINCĂ, V.; ALVAREZ, N.; VILA, R. A mirage of cryptic species: Genomics uncover striking mitonuclear discordance in the butterfly *Thymelicus sylvestris*. **Molecular ecology**, v. 28, n. 17, p. 3857-3868, 2019.
- HOU, G.; WANG, J.; CHEN, Z.; ZHOU, J.; HUANG, W.; ZHANG, H. Molecular and Morphological Identification and Seasonal Distribution of Eggs of Four *Decapterus* Fish Species in the Northern South China Sea: A Key to Conservation of Spawning Ground. **Frontiers in Marine Science**, v. 7, p. 970, 2020.

- HUBERT, N.; DELRIEU-TROTTIN, E.; IRISSON, J. O.; MEYER, C.; PLANES, S. Identifying coral reef fish larvae through DNA barcoding: a test case with the families Acanthuridae and Holocentridae. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, 55(3), 1195-1203, 2010.
- IBAMA. Instituto Brasileiro do Meio Ambiente e dos Recursos Naturais Renováveis. Estatística da pesca 2005, Brasil: grandes regiões e unidades da federação. 2008.
- JACOBINA, U. P.; TORRES, R. A.; ROBERTO, P.; DE MELLO AFFONSO, A.; DOS SANTOS, E. V.; CALADO, L. L.; DE ARAÚJO BITENCOURT, J. DNA barcoding reveals cryptic diversity and peculiar phylogeographic patterns in mojarras (Perciformes: Gerreidae) from the Caribbean and South-western Atlantic. **Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom**, v. 100, n. 2, p. 277-283, 2020.
- JU, Y. M.; HSU, C. H.; FANG, L. S.; LIN, H. D.; WU, J. H.; HAN, C. C.; CHIANG, T. Y. Population structure and demographic history of *Sicyopterus japonicus* (Perciformes; Gobiidae) in Taiwan inferred from mitochondrial control region sequences. **Genetics and Molecular Research**, v. 12, n. 3, p. 4046-4059, 2013.
- KERR, Q.; FUENTES-PARDO, A. P.; KHO, J.; MCDERMID, J. L.; RUZZANTE, D. E. Temporal stability and assignment power of adaptively divergent genomic regions between herring (*Clupea harengus*) seasonal spawning aggregations. **Ecology and Evolution**, 9(1), 500-510, 2019.
- KERR, M.; BROWNING, J.; BØNNELYCKE, E. M.; ZHANG, Y.; HU, C.; ARMENTEROS, M.; BREITBART, M. DNA barcoding of fish eggs collected off northwestern Cuba and across the Florida Straits demonstrates egg transport by mesoscale eddies. **Fisheries Oceanography**, v. 29, n. 4, p. 340-348, 2020.
- KIMURA, M. A simple method for estimating evolutionary rates of base substitutions through comparative studies of nucleotide sequences. **Journal of molecular evolution**, v. 16, n. 2, p. 111-120, 1980.
- KOVACH, A. I.; BRETON, T. S.; BERLINSKY, D. L.; MACEDA, L.; WIRGIN, I. Fine-scale spatial and temporal genetic structure of Atlantic cod off the Atlantic coast of the USA. **Marine Ecology Progress Series**, 410, 177-195, 2010.
- KUMAR, S.; STECHER, G.; LI, M.; KNYAZ, C.; TAMURA, K. MEGA X: molecular evolutionary genetics analysis across computing platforms. **Molecular biology and evolution**, v. 35, n. 6, p. 1547-1549, 2018.
- KWEI, E. A. Food and spawning activity of *Caranx hippos* (L.) off the coast of Ghana. **Journal of Natural History**, v. 12, n. 2, p. 195-215, 1978.
- LABASTIDA-ESTRADA, E.; MACHKOUR-M'RABET, S.; CARRILLO, L.; HÉNAUT, Y.; CASTELBLANCO-MARTÍNEZ, D. N. Genetic structure of Mexican lionfish populations in the southwest Gulf of Mexico and the Caribbean Sea. **PloS one**, v. 14, n. 10, p. e0222997, 2019.
- LABRADOR, K.; AGMATA, A.; PALERMO, J. D.; RAVAGO-GOTANCO, R.; PANTE, M. J. Mitochondrial DNA reveals genetically structured haplogroups of Bali sardinella (*Sardinella lemuru*) in Philippine waters. **Regional Studies in Marine Science**, v. 41, p. 101588.
- LAKRA, W. S.; VERMA, M. S.; GOSWAMI, M.; LAL, K. K.; MOHINDRA, V.; PUNIA, P.; HEBERT, P. DNA barcoding Indian marine fishes. **Molecular Ecology Resources**, 11(1), 60-71, 2011.

- LAMICHHANEY, S.; FUENTES-PARDO, A. P.; RAFATI, N.; RYMAN, N.; MCCracken, G. R.; BOURNE, C.; ANDERSSON, L. Parallel adaptive evolution of geographically distant herring populations on both sides of the North Atlantic Ocean. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, 114(17), E3452-E3461, 2017.
- LAURRABAQUIO-A, N. S.; ISLAS-VILLANUEVA, V.; ADAMS, D. H.; URIBE-ALCOCER, M.; ALVARADO-BREMER, J. R.; DÍAZ-JAÍMES, P. Genetic evidence for regional philopatry of the Bull Shark (*Carcharhinus leucas*), to nursery areas in estuaries of the Gulf of Mexico and western North Atlantic ocean. **Fisheries Research**, 209, 67-74, 2019.
- LAWSON, E. O.; DOSEKU, P. A.; AJEPE, R. G.; ADETILOYE, R. O. Some Biological Aspects of Crevalle Jack, *Caranx hippos* (Linnaeus, 1766) from Majidun Creek, Lagos, Nigeria. **European Journal of Biological Sciences**, v. 5, n. 3, p. 90-98, 2013.
- LEE, WOO-JAI.; CONROY, J.; HOWELL, W. H.; KOCHER, T. D. Structure and evolution of teleost mitochondrial control regions. **Journal of Molecular Evolution**, v. 41, n. 1, p. 54-66, 1995.
- LEE, J. Y.; EDWARDS, S. V. Divergence across Australia's Carpentarian barrier: statistical phylogeography of the red-backed fairy wren (*Malurus melanocephalus*). **Evolution: International Journal of Organic Evolution**, v. 62, n. 12, p. 3117-3134, 2008.
- LEIGH, J. W.; BRYANT, D. popart: full-feature software for haplotype network construction. **Methods in Ecology and Evolution**, v. 6, n. 9, p. 1110-1116, 2015.
- LEHNERT, S. J.; DIBACCO, C.; VAN WYNGAARDEN, M.; JEFFERY, N. W.; LOWEN, J. B.; SYLVESTER, E. V.; BRADBURY, I. R. Fine-scale temperature-associated genetic structure between inshore and offshore populations of sea scallop (*Placopecten magellanicus*). **Heredity**, v. 122, n. 1, p. 69-80, 2019.
- LESSIOS, H. A. The great American schism: divergence of marine organisms after the rise of the Central American Isthmus. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, v. 39, p. 63-91, 2008.
- Levin, H. L. 2009. Cenozoic events. In Levin, H.L. The Earth through time. 10 ed. John Wiley & Sons, 624 pp.
- LEYVA-CRUZ, E.; VÁSQUEZ-YEOMANS, L.; CARRILLO, L.; VALDEZ-MORENO, M. Identifying pelagic fish eggs in the southeast Yucatan Peninsula using DNA barcodes. **Genome**, 59(12), 1117-1129, 2016.
- LIBRADO, P.; ROZAS, J. DnaSP v5: a software for comprehensive analysis of DNA polymorphism data. **Bioinformatics**, v. 25, n. 11, p. 1451-1452, 2009.
- LIEDKE, A. M. R., PINHEIRO, H. T., FLOETER, S. R., BERNARDI, G. Phylogeography of the banded butterflyfish, *Chaetodon striatus*, indicates high connectivity between biogeographic provinces and ecosystems in the western Atlantic. **Neotropical Ichthyology**, v. 18, n. 1, 2020.
- LI, Y.; ZHOU, Y.; LI, P.; GAO, T.; LIN, L. Species identification and cryptic diversity in *Pampus* species as inferred from morphological and molecular characteristics. **Marine Biodiversity**, v. 49, n. 6, p. 2521-2534, 2019.
- LIMA, M. C. C. D.; LIMA, S. C.; SAVADA, C. S.; SUZUKI, K. M.; ORSI, M. L.; ALMEIDA, F. S. D. Use of DNA barcode in the identification of fish eggs in tributaries of the Paranapanema River basin. **Genetics and molecular biology**, v. 43, n. 3, 2020.
- LOWE, W. H.; ALLENDORF, F. W. What can genetics tell us about population

- connectivity?. **Molecular ecology**, v. 19, n. 15, p. 3038-3051, 2010.
- LUIZ, O. J., MADIN, J. S., ROBERTSON, D. R., ROCHA, L. A., WIRTZ, P., FLOETER, S. R. Ecological traits influencing range expansion across large oceanic dispersal barriers: insights from tropical Atlantic reef fishes. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, 279(1730), 1033-1040, 2012.
- LUZ, L. A.; REIS, L. L.; SAMPAIO, I.; BARROS, M. C.; FRAGA, E. Genetic differentiation in the populations of red piranha, *Pygocentrus nattereri* Kner (1860) (Characiformes: Serrasalminae), from the river basins of northeastern Brazil. **Brazilian Journal of Biology**, (ahead), 0-0, 2015.
- MACHADO, C. D. B.; ISHIZUKA, T. K.; FREITAS, P. D. D.; VALIATI, V. H.; GALETTI JR, P. M. DNA barcoding reveals taxonomic uncertainty in *Salminus* (Characiformes). **Systematics and Biodiversity**, 15(4), 372-382, 2017, 2017a.
- MACHADO, L. F.; DE SOUZA DAMASCENO, J.; BERTONCINI, Á. A.; FARRO, A. P. C.; HOSTIM-SILVA, M.; OLIVEIRA, C. Population genetic structure and demographic history of the spadefish, *Chaetodipterus faber* (Ephippidae) from Southwestern Atlantic. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, v. 487, p. 45-52, 2017b.
- MACHADO, R. C.; DA SILVA CORTINHAS, M. C.; PROIETTI, M. C.; HAIMOVICI, M. Genetic connectivity of black drum (*Pogonias courbina*) stocks in the southwestern Atlantic Ocean. **Environmental Biology of Fishes**, v. 103, n. 8, p. 913-926, 2020.
- MACHADO-SCHIAFFINO, G.; JUANES, F.; GARCIA-VAZQUEZ, E. Introgressive hybridization in North American hakes after secondary contact. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 55, n. 2, p. 552-558, 2010.
- MANEL, S.; GUERIN, P. E.; MOUILLOT, D.; BLANCHET, S.; VELEZ, L.; ALBOUY, C.; PELLISSIER, L. Global determinants of freshwater and marine fish genetic diversity. **Nature communications**, v. 11, n. 1, p. 1-9, 2020.
- MARTÍNEZ-CANDELAS, I. A.; PÉREZ-JIMÉNEZ, J. C.; ESPINOZA-TENORIO, A.; MCCLENACHAN, L.; MÉNDEZ-LOEZA, I. Use of historical data to assess changes in the vulnerability of sharks. **Fisheries Research**, v. 226, p. 105526, 2020.
- MAT JAAFAR, T. N.; TAYLOR, M. I.; MOHD NOR, S. A.; BRUYN, M. D.; CARVALHO, G. R. Comparative genetic stock structure in three species of commercially exploited Indo-Malay Carangidae (Teleostei, Perciformes). **Journal of fish biology**, 96(2), 337-349, 2020.
- MATTOS, G.; SEIXAS, V. C.; PAIVA, P. C. Comparative phylogeography and genetic connectivity of two crustacean species with contrasting life histories on South Atlantic sandy beaches. **Hydrobiologia**, v. 826, n. 1, p. 319-330, 2019.
- MCBRIDE, R. S.; MCKOWN, K. A. Consequences of dispersal of subtropically spawned crevalle jacks, *Caranx hippos*, to temperate estuaries. **Fishery Bulletin**, v. 98, n. 3, p. 528-528, 2000.
- MCMILLAN, W. O.; PALUMBI, S. R. Rapid rate of control-region evolution in Pacific butterflyfishes (Chaetodontidae). **Journal of Molecular Evolution**, v. 45, n. 5, p. 473-484, 1997.
- MCKEOWN, N. J.; GWILLIAM, M. P.; HEALEY, A. J.; SKUJINA, I.; POTTS, W. M.; SAUER, W. H.; SHAW, P. W. Deep phylogeographic structure may indicate cryptic species within the Sparid genus *Spondyliosoma*. **Journal of Fish Biology**, 2020.
- MENDOZA-PORTILLO, V.; Galván-Tirado, C.; Portnoy, D. S.; Valenzuela-Quinonez, F.;

- Domínguez-Domínguez, O.; Durand, J. D.; García-De León, F. J. Genetic diversity and structure of circumtropical almaco jack, *Seriola rivoliana*: tool for conservation and management. **Journal of Fish Biology**, v. 97, n. 3, p. 882-894, 2020.
- MILLER, J. M. Migration and utilization of estuarine nurseries by juvenile fishes: an evolutionary perspective. **Migration: mechanisms and adaptive significance**, 1985.
- MOREIRA, C.; CORREIA, A. T.; VAZ-PIRES, P.; FROUFE, E. Genetic diversity and population structure of the blue jack mackerel *Trachurus picturatus* across its western distribution. **Journal of fish biology**, 94(5), 725-731, 2019.
- MOURA, R. L.; AMADO-FILHO, G. M.; MORAES, F. C.; BRASILEIRO, P. S.; SALOMON, P. S.; MAHIQUES, M. M.; BRITO, F. P. An extensive reef system at the Amazon River mouth. **Science advances**, 2(4), e1501252, 2016.
- MOYLE, P. B.; LEIDY, R. A. Loss of biodiversity in aquatic ecosystems: evidence from fish faunas. In: **Conservation biology**. Springer, Boston, MA, 1992. p. 127-169.
- MURRAY, T.; COWLEY, P.; CHILDS, A. R.; BENNETT, R. Philopatry and dispersal of juvenile leervis *Lichia amia* (Teleostei: Carangidae) tagged in a warm-temperate South African estuary. **African Journal of Marine Science**, 39(1), 59-68, 2017.
- NELSON, J. S., GRANDE, T. C., WILSON, M. V. H. **Fishes of the World**. John Wiley & Sons, 2016.
- NEVES, A.; VIEIRA, A. R.; SEQUEIRA, V.; PAIVA, R. B.; GORDO, L. S.; PAULO, O. S. Highly regional population structure of *Spondyllosoma cantharus* depicted by nuclear and mitochondrial DNA data. **Scientific reports**, v. 10, n. 1, p. 1-11, 2020.
- NIELSEN, E. E.; NIELSEN, P. H.; MELDRUP, D.; HANSEN, M. M. Genetic population structure of turbot (*Scophthalmus maximus* L.) supports the presence of multiple hybrid zones for marine fishes in the transition zone between the Baltic Sea and the North Sea. **Molecular Ecology**, v. 13, n. 3, p. 585-595, 2004.
- NÓBREGA, M. F de; LESSA, R.; SANTANA, F. M. Peixes marinhos da região Nordeste do Brasil. **Editora Martins & Cordeiro (Programa REVIZEE – Score Nordeste, vol. 6), Fortaleza**, 2009.
- NUNES, J. D. A. C. D. C.; MEDEIROS, D. V.; REIS-FILHO, J. A.; SAMPAIO, C. L. S.; BARROS, F. Reef fishes captured by recreational spearfishing on reefs of Bahia State, northeast Brazil. **Biota Neotropica**, 12(1), 179-185, 2012.
- PALUMBI, S. R. Marine speciation on a small planet. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 7, n. 4, p. 114-118, 1992.
- PALUMBI, S. R. Population genetics, demographic connectivity, and the design of marine reserves. **Ecological applications**, v. 13, n. sp1, p. 146-158, 2003.
- PAMPOULIE, C.; RUZZANTE, D. E.; CHOSSON, V.; JÖRUNDSÓTTIR, T. D.; TAYLOR, L.; THORSTEINSSON, V.; MARTEINSDÓTTIR, G. The genetic structure of Atlantic cod (*Gadus morhua*) around Iceland: insight from microsatellites, the Pan I locus, and tagging experiments. **Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences**, 63(12), 2660-2674, 2006.
- PAPPALARDO, A. M.; FRANCISCO, S. M.; FRUCIANO, C., LIMA, C. S.; PULVIRENTI, V.; TIGANO, C.; ROBALO, J. I.; FERRITO, V. Mitochondrial and nuclear intraspecific variation in the rusty blenny (*Parablennius sanguinolentus*, Blenniidae). **Hydrobiologia**, v. 802, n. 1, p. 141-154, 2017.

- PAULY, D.; ZELLER, D.; PALOMARES, M.L.D. (Editors), 2020. Sea Around Us Concepts, Design and Data (searoundus.org).
- PEREA, S.; VUKIĆ, J.; ŠANDA, R.; DOADRIO, I. Ancient mitochondrial capture as factor promoting mitonuclear discordance in freshwater fishes: a case study in the genus *Squalius* (Actinopterygii, Cyprinidae) in Greece. **PLoS One**, v. 11, n. 12, p. e0166292, 2016.
- PIÑEROS, V. J.; GUTIÉRREZ-RODRÍGUEZ, C. Population genetic structure and connectivity in the widespread coral-reef fish *Abudefduf saxatilis*: the role of historic and contemporary factors. **Coral Reefs**, v. 36, n. 3, p. 877-890, 2017.
- PINHAL, D.; DOMINGUES, R. R.; BRUELS, C. C.; FERRETTE, B. L.; GADIG, O. B.; SHIVJI, M. S.; MARTINS, C. Restricted connectivity and population genetic fragility in a globally endangered Hammerhead Shark. **Reviews in Fish Biology and Fisheries**, v. 30, p. 501-517, 2020.
- PINHEIRO, H. T.; ROCHA, L. A.; MACIEIRA, R. M.; CARVALHO-FILHO, A.; ANDERSON, A. B.; BENDER, M. G.; FLOETER, S. R. South-western Atlantic reef fishes: Zoogeographical patterns and ecological drivers reveal a secondary biodiversity centre in the Atlantic Ocean. **Diversity and Distributions**, v. 24, n. 7, p. 951-965, 2018.
- PINSKY, M. L.; PALUMBI, S. R. Meta-analysis reveals lower genetic diversity in overfished populations. **Molecular Ecology**, v. 23, n. 1, p. 29-39, 2014.
- POSADA, A. M.; SANDOVAL, C. Algunos aspectos de la biología reproductiva del jurel, *Caranx hippos* (Linneo, 1766)(Pisces: Carangidae) en Bocas de Ceniza-departamento del Atlántico Caribe colombiano. **Universidad del Atlántico, Barranquilla, Colombia**, 2007.
- PRUGNOLLE, F.; DE MEEUS, T. Inferring sex-biased dispersal from population genetic tools: a review. **Heredity**, v. 88, n. 3, p. 161-165, 2002.
- PUNT, A. E. Spatial stock assessment methods: a viewpoint on current issues and assumptions. **Fisheries Research**, v. 213, p. 132-143, 2019.
- PUTMAN, N. F.; GONI, G. J.; GRAMER, L. J.; HU, C.; JOHNS, E. M.; TRINANES, J.; WANG, M. Simulating transport pathways of pelagic Sargassum from the Equatorial Atlantic into the Caribbean Sea. **Progress in Oceanography**, v. 165, p. 205-214, 2018.
- RABAOUI, L.; YACOUBI, L.; SANNA, D.; CASU, M.; SCARPA, F.; LIN, Y. J.; QURBAN, M. A. DNA barcoding of marine fishes from Saudi Arabian waters of the Gulf. **Journal of fish biology**, v. 95, n. 5, p. 1286-1297, 2019.
- RAMBAUT, A.; SUCHARD, M. A.; DRUMMOND, A. J. Tracer v. 1.5. 2009. Available on <<http://tree.bio.ed.ac.uk/software/tracer/>>
- RAVAGO-GOTANCO, R. G.; JUINIO-MEÑEZ, M. A. Phylogeography of the mottled spinefoot *Siganus fuscescens*: Pleistocene divergence and limited genetic connectivity across the Philippine archipelago. **Molecular Ecology**, v. 19, n. 20, p. 4520-4534, 2010.
- RAVAGO-GOTANCO, R.; DE LA CRUZ, T. L.; PANTE, M. J.; BORSA, P. Cryptic genetic diversity in the mottled rabbitfish *Siganus fuscescens* with mitochondrial introgression at a contact zone in the South China Sea. **PloS one**, v. 13, n. 2, p. e0193220, 2018.
- REED, D. L.; CARPENTER, K. E.; MARTIN, J. G. Molecular systematics of the Jacks (Perciformes: Carangidae) based on mitochondrial cytochrome b sequences using parsimony, likelihood, and Bayesian approaches. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 23, n. 3, p. 513-524, 2002.
- REIS, A. T.; MAIA, R. M. C.; SILVA, C. G.; RABINEAU, M.; GUERRA, J. V.; GORINI,

- C.; TARDIN, R. Origin of step-like and lobate seafloor features along the continental shelf off Rio de Janeiro State, Santos basin-Brazil. **Geomorphology**, 203, 25-45, 2013.
- RISSLER, L. J.; APODACA, J. J. Adding more ecology into species delimitation: ecological niche models and phylogeography help define cryptic species in the black salamander (*Aneides flavipunctatus*). **Systematic Biology**, v. 56, n. 6, p. 924-942, 2007.
- RIVERA, R.; LOZANO, G. Diagnóstico de la actividad pesquera artesanal en la zona costera del departamento del Atlántico, Caribe colombiano. **Barranquilla, Colombia: INCODER**, 2005.
- ROCHA, L. A. Patterns of distribution and processes of speciation in Brazilian reef fishes. **Journal of Biogeography**, v. 30, n. 8, p. 1161-1171, 2003.
- ROCHA, L. A.; ROCHA, C. R.; ROBERTSON, D. R.; BOWEN, B. W. Comparative phylogeography of Atlantic reef fishes indicates both origin and accumulation of diversity in the Caribbean. **BMC Evolutionary Biology**, v. 8, n. 1, p. 1-16, 2008.
- RODRIGUES, R.; SCHNEIDER, H.; SANTOS, S.; VALLINOTO, M.; SAIN-PAUL, U.; SAMPAIO, I. Low levels of genetic diversity depicted from mitochondrial DNA sequences in a heavily exploited marine fish (*Cynoscion acoupa*, Sciaenidae) from the Northern coast of Brazil. **Genetics and Molecular Biology**, v. 31, n. 2, p. 487-492, 2008.
- ROGERS, A. R.; HARPENDING, H. Population growth makes waves in the distribution of pairwise genetic differences. **Molecular biology and evolution**, v. 9, n. 3, p. 552-569, 1992.
- ROGERS, L. A.; DOUGHERTY, A. B. Effects of climate and demography on reproductive phenology of a harvested marine fish population. **Global change biology**, v. 25, n. 2, p. 708-720, 2019.
- ROHFRITSCH, A.; BORSA, P. Genetic structure of Indian scad mackerel *Decapterus russelli*: Pleistocene vicariance and secondary contact in the Central Indo-West Pacific Seas. **Heredity**, v. 95, n. 4, p. 315-326, 2005.
- RONQUIST, F.; HUELSENBECK, J. P. MrBayes 3: Bayesian phylogenetic inference under mixed models. **Bioinformatics**, v. 19, n. 12, p. 1572-1574, 2003.
- ROSSER, N. L. Asynchronous spawning in sympatric populations of a hard coral reveals cryptic species and ancient genetic lineages. **Molecular ecology**, v. 24, n. 19, p. 5006-5019, 2015.
- ROYCROFT, E. J.; LE PORT, A.; LAVERY, S. D. Population structure and male-biased dispersal in the short-tail stingray *Bathytoshia brevicaudata* (Myliobatoidei: Dasyatidae). **Conservation Genetics**, v. 20, n. 4, p. 717-728, 2019.
- RYMAN, N.; UTTER, F.; LAIKRE, L. Protection of intraspecific biodiversity of exploited fishes. **Reviews in Fish Biology and Fisheries**, v. 5, n. 4, p. 417-446, 1995.
- SADEGHI, R.; ESMAEILI, H. R.; ZAREI, F.; REICHENBACHER, B. Matrilineal evidence for genetic structure and Late Pleistocene demographic expansion of the Ornate goby *Istigobius ornatus* (Teleostei: Gobiidae) in the Persian Gulf and Oman Sea. **Marine Ecology**, p. e12629, 2021.
- SALOMAN, C. H.; NAUGHTON, S. P. Food of crevalle jack (*Caranx hippos*) from Florida, Louisiana, and Texas. 1984.
- SANTANA, F. M.; FEITOSA, L. M.; LESSA, R. P. From plentiful to critically endangered: Demographic evidence of the artisanal fisheries impact on the smalltail shark (*Carcharhinus porosus*) from Northern Brazil. **Plos one**, v. 15, n. 8, p. e0236146, 2020.

- SANTOS, S.; SCHNEIDER, H.; SAMPAIO, I. Genetic differentiation of *Macrodon ancylodon* (Sciaenidae, Perciformes) populations in Atlantic coastal waters of South America as revealed by mtDNA analysis. **Genetics and Molecular Biology**, v. 26, n. 2, p. 151-161, 2003.
- SANTOS, S.; HRBEK, T.; FARIAS, I. P.; SCHNEIDER, H.; SAMPAIO, I. Population genetic structuring of the king weakfish, *Macrodon ancylodon* (Sciaenidae), in Atlantic coastal waters of South America: deep genetic divergence without morphological change. **Molecular Ecology**, v. 15, n. 14, p. 4361-4373, 2006.
- SCHNEIDER, W. Field guide to the commercial marine resources of the Gulf of Guinea. **FAO species identification sheets for fishery purposes**, 1990.
- SECOR, D. H. **Migration ecology of marine fishes**. JHU Press, 2015.
- SELKOE, K. A.; GAGGIOTTI, O. E.; TOBO LABORATORY, BOWEN, B. W.; TOONEN, R. J. Emergent patterns of population genetic structure for a coral reef community. **Molecular ecology**, 23(12), 3064-3079, 2014.
- SELKOE, K. A.; ALOIA, C. C.; CRANDALL, E. D.; IACCHEI, M.; LIGGINS, L.; PURITZ, J. B.; TOONEN, R. J. A decade of seascape genetics: contributions to basic and applied marine connectivity. **Marine Ecology Progress Series**, 554, 1-19, 2016.
- SEGATTO, A. L. A.; GOETZE, M.; TURCHETTO, C. (2017) Marcadores moleculares baseados na análise de sequências: utilização em filogenia e filogeografia. In: ZOLET, A. C. T.; TURCHETTO, C.; ZANELLA, C. M.; PASSAIA, G. (Eds.) Marcadores moleculares na era genômica: metodologias e aplicações, **Ribeirão Preto, Sociedade Brasileira de Genética**, 2017, pp 77-85.
- ŠEGVIĆ-BUBIĆ, T.; MARRONE, F.; GRUBIŠIĆ, L.; IZQUIERDO-GOMEZ, D.; KATAVIĆ, I.; ARCULEO, M.; BRUTTO, S. L. Two seas, two lineages: How genetic diversity is structured in Atlantic and Mediterranean greater amberjack *Seriola dumerili* Risso, 1810 (Perciformes, Carangidae). **Fisheries Research**, v. 179, p. 271-279, 2016.
- SEPÚLVEDA, F. A.; GONZÁLEZ, M. T. Spatio-temporal patterns of genetic variations in populations of yellowtail kingfish *Seriola lalandi* from the south-eastern Pacific Ocean and potential implications for its fishery management. **Journal of Fish Biology**, v. 90, n. 1, p. 249-264, 2017.
- SHAN, B.; LIU, Y.; YANG, C.; ZHAO, Y.; ZHANG, G.; WU, Q.; SUN, D. DNA Barcoding of Fish in Mischief Reef—Fish Diversity of a Reef Fish Community From Nansha Islands. **Frontiers in Marine Science**, 2021.
- SHEAVES, M. Consequences of ecological connectivity: the coastal ecosystem mosaic. **Marine Ecology Progress Series**, v. 391, p. 107-115, 2009.
- SHEN, K. N.; JAMANDRE, B. W.; HSU, C. C.; TZENG, W. N.; DURAND, J. D. Plio-Pleistocene sea level and temperature fluctuations in the northwestern Pacific promoted speciation in the globally-distributed flathead mullet *Mugil cephalus*. **BMC evolutionary biology**, 11(1), 83, 2011.
- SILVA, D.; MARTINS, K.; OLIVEIRA, J.; da SILVA, R.; SAMPAIO, I.; SCHNEIDER, H.; GOMES, G. Genetic differentiation in populations of lane snapper (*Lutjanus synagris*—Lutjanidae) from Western Atlantic as revealed by multilocus analysis. **Fisheries research**, v. 198, p. 138-149, 2018.
- SLATKIN, M. 2018. Gene flow and population structure. In: Real L Ecological Genetics. **Princeton University Press**, pp 4-17, 2018.

- SMITH-VANIZ, W. F.; QUÉRO, J. C.; DESOUTTER, M. 1990. Carangidae. In: QUERO J. C.; HUREAU, J. C.; KARRER, C.; POST, A.; SALDANHA, L (Eds.). Check-list of the fishes of the eastern tropical Atlantic (CLOFETA). JNICT, Lisbon; SEI, Paris; and UNESCO, Paris, Vol. 2., pp. 729-755.
- SMITH-VANIZ, W. F.; CARPENTER, K. E. Review of the crevalle jacks, *Caranx hippos* complex (Teleostei: Carangidae), with a description of a new species from West Africa. **Fishery Bulletin**, v. 105, n. 2, 2007.
- SMITH-VANIZ, W. F.; WILLIAMS, J. T.; PINA AMARGOS, F.; CURTIS, M.; BROWN, J.; VEGA-CENDEJAS, M. 2019. *Caranx hippos*. *The IUCN Red List of Threatened Species* 2019: e.T190458A86346358. DZXXisponível em<<https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2019-2.RLTS.T190458A86346358.en>. Downloaded on 06 July 2020.
- SPALDING, M. D.; FOX, H. E.; ALLEN, G. R.; DAVIDSON, N.; FERDAÑA, Z. A.; FINLAYSON, M. A. X.; MARTIN, K. D. Marine ecoregions of the world: a bioregionalization of coastal and shelf areas. **BioScience**, 57(7), 573-583, 2007.
- STAVELEY, T. A. B.; JACOBY, D. M.; PERRY, D.; VAN DER MEIJS, F.; LAGENFELT, I.; CREMLE, M.; GULLSTRÖM, M. Sea surface temperature dictates movement and habitat connectivity of Atlantic cod in a coastal fjord system. **Ecology and evolution**, v. 9, n. 16, p. 9076-9086, 2019.
- STEPHENS, A. M.; SMITH, N. J.; DONNELLY, P.; STEPHENS, C. M.; LI, C. F. N. Documentation for PHASE, version 2.1. 2004. Disponível: <<https://www.animalgenome.org/bioinfo/resources/manuals/PHASE.pdf>>.
- SWART, B. L.; BESTER-VAN DER MERWE, A. E.; KERWATH, S. E.; ROODT-WILDING, R. Phylogeography of the pelagic fish *Seriola lalandi* at different scales: confirmation of inter-ocean population structure and evaluation of southern African genetic diversity. **African Journal of Marine Science**, v. 38, n. 4, p. 513-524, 2016.
- TAJIMA, F. Statistical method for testing the neutral mutation hypothesis by DNA polymorphism. **Genetics**, v. 123, n. 3, p. 585-595, 1989.
- TESKE, P. R.; CHERRY, M. I.; MATTHEE, C. A. The evolutionary history of seahorses (Syngnathidae: Hippocampus): molecular data suggest a West Pacific origin and two invasions of the Atlantic Ocean. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 30, n. 2, p. 273-286, 2004.
- THOMPSON, J. D.; HIGGINS, D. G.; GIBSON, T. J. CLUSTAL W: improving the sensitivity of progressive multiple sequence alignment through sequence weighting, position-specific gap penalties and weight matrix choice. **Nucleic acids research**, v. 22, n. 22, p. 4673-4680, 1994.
- TOEWS, D. P. L.; BRELSFORD, A. The biogeography of mitochondrial and nuclear discordance in animals. **Molecular Ecology**, v. 21, n. 16, p. 3907-3930, 2012.
- TORRADO, H.; CARRERAS, C.; RAVENTOS, N.; MACPHERSON, E.; PASCUAL, M. Individual-based population genomics reveal different drivers of adaptation in sympatric fish. **Scientific reports**, v. 10, n. 1, p. 1-14, 2020.
- VENEZA, I.; SILVA, R.; FREITAS, L.; SILVA, S.; MARTINS, K.; SAMPAIO, I.; GOMES, G. Molecular authentication of Pargo fillets *Lutjanus purpureus* (Perciformes: Lutjanidae) by DNA barcoding reveals commercial fraud. **Neotropical Ichthyology**, 16(1), 2018.
- VERÍSSIMO, A.; SAMPAIO, Í.; MCDOWELL, J. R.; ALEXANDRINO, P.; MUCIENTES,

- G.; QUEIROZ, N.; NOBLE, L. R. World without borders — genetic population structure of a highly migratory marine predator, the blue shark (*Prionace glauca*). **Ecology and Evolution**, v. 7, n. 13, p. 4768-4781, 2017.
- VICENTE, F.; LOEB, M. V.; PAIVA, A. C. G. D.; SAMPAIO, C. L.; ARGOLO, L. A.; JACOBINA, U. P. Integrative systematics unveils the controversial identity of Engraulidae fishing stocks in a Neotropical estuary, northeast Brazil. **Neotropical Ichthyology**, v. 18, n. 4, 2020.
- WALSH, M. R.; MUNCH, S. B.; CHIBA, S.; CONOVER, D. O. Maladaptive changes in multiple traits caused by fishing: impediments to population recovery. **Ecology letters**, 9(2), 142-148, 2006.
- WANG, T.; ZHANG, Y. P.; YANG, Z. Y.; LIU, Z.; DU, Y. Y. DNA barcoding reveals cryptic diversity in the underestimated genus *Triplophysa* (Cypriniformes: Cobitidae, Nemacheilinae) from the northeastern Qinghai-Tibet Plateau. **BMC Evolutionary Biology**, v. 20, n. 1, p. 1-15, 2020.
- WAPLES, R. S. Separating the wheat from the chaff: patterns of genetic differentiation in high gene flow species. **Journal of Heredity**, v. 89, n. 5, p. 438-450, 1998.
- WARD, R. D.; ZEMLAK, T. S.; INNES, B. H.; LAST, P. R.; HEBERT, P. D. N. DNA barcoding Australia's fish species. **Philosophical Transactions of the Royal Society B** 359:1847-1857, 2005.
- WHITE, C.; SELKOE, K. A.; WATSON, J.; SIEGEL, D. A.; ZACHERL, D. C.; TOONEN, R. J. Ocean currents help explain population genetic structure. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 277, n. 1688, p. 1685-1694, 2010.
- WILSON, R. E.; SAGE, G. K.; WEDEMEYER, K.; SONSTHAGEN, S. A.; MENNING, D. M.; GRAVLEY, M. C.; TALBOT, S. L. Micro-geographic population genetic structure within Arctic cod (*Boreogadus saida*) in Beaufort Sea of Alaska. **ICES Journal of Marine Science**, v. 76, n. 6, p. 1713-1721, 2019.
- ZHAO, L.; SHAN, B.; SONG, N.; GAO, T. Genetic diversity and population structure of *Acanthopagrus schlegelii* inferred from mtDNA sequences. **Regional Studies in Marine Science**, p. 101532, 2020.
- ZINK, R. M., BARROWCLOUGH, G. F. Mitochondrial DNA under siege in avian phylogeography. **Molecular ecology**, v. 17, n. 9, p. 2107-2121, 2008.

APÊNDICE A – BANCO DE DADOS UTILIZADOS DE *C. hippos*

Detalhamento das sequências de *Caranx hippos* utilizadas com suas coordenadas geográficas (latitude e longitude) utilizadas na análise *Geneland*, respectivos haplótipos e números de acesso do *Genbank* ou *BOLD*, quando disponível.

Sítio de amostragem	Bacia	Lat/Long	Haplótipo	GenBank/BOLD
Estados Unidos	Atlântico Norte Ocidental	39.621976 -73.473230	Hap1; Hap5	MG856682.1; MG856632.1; JN021293.1
Estados Unidos (Alabama)	Golfo do México	30.059157 -86.488870	Hap1	KF461147.1
Estados Unidos (Flórida)	Atlântico Norte Ocidental	27.476700 -80.298900	Hap5	JQ842405.1
Estados Unidos (Flórida)	Atlântico Norte Ocidental	27.048900 -80.116800	Hap6	JQ842406.1
Estados Unidos (Flórida)	Atlântico Norte Ocidental	27.303000 -80.253800	Hap5	JQ842407.1
Estados Unidos (Flórida)	Atlântico Norte Ocidental	27.476700 -80.298900	Hap1	JQ842408.1
Estados Unidos (Virgínia)	Atlântico Norte Ocidental	37.154000 -75.981000	Hap1; Hap4; Hap5;	MT456113.1; MT455916.1; MT456201.1; MT455545.1
Estados Unidos (Virgínia)	Atlântico Norte Ocidental	36.827000 -75.982000	Hap7	MT456216.1
Estados Unidos (Virgínia)	Atlântico Norte Ocidental	36.827000 -75.982000	Hap1	MT456087.1
Estados Unidos (Virgínia)	Atlântico Norte Ocidental	37.166000 -75.987000	Hap7	MT455490.1
Estados Unidos (Virgínia)	Atlântico Norte Ocidental	36.827000 -75.982000	Hap4	MT455298.1
Estados Unidos (Virgínia)	Atlântico Norte Ocidental	37.154000 -75.981000	Hap1	MT455220.1
Estados Unidos (Virgínia)	Atlântico Norte Ocidental	36.827000 -75.982000	Hap4	MT455216.1
México	Golfo do México	18.110000 -94.441000	Hap5	HM379798.1
México	Mar das Caraíbas	21.185000 -86.807000	Hap8	MG837888.1
México	Mar das Caraíbas	18.263000 -87.794000	Hap1	GU225561.1

México	Mar das Caraíbas	18.849000 -87.342000	Hap2	KR086806.1
México	Golfo do México	19.358000 -90.723000	Hap5	MFIV316-10.COI-5P
Belize	Mar das Caraíbas	17.450000 -88.116700	Hap1	JQ841097.1
Colômbia (Canõ del Oro)	Mar das Caraíbas	10.337671 -75.546262	Hap1; Hap2	Comunicação pessoal (Escobar et al., 2019)
Colômbia (Baru)	Mar das Caraíbas	10.152113 -75.694156	Hap1-Hap4	Comunicação pessoal (Escobar et al., 2019)
Brasil (Rio Grande do Norte)	Atlântico Sul Occidental	-5.778203 -35.187980	Hap1; Hap2; Hap9; Hap10	Presente trabalho
Brasil (Pernambuco – Recife)	Atlântico Sul Occidental	-8.083654 -34.876821	Hap1; Hap2; Hap4	Presente trabalho
Brasil (Pernambuco – Maracáipe)	Atlântico Sul Occidental	-8.524936 -35.006522	Hap1; Hap2; Hap11-Hap17	Presente trabalho
Brasil (Alagoas)	Atlântico Sul Occidental	-9.000000 -34.590000	Hap1; Hap2; Hap18	Presente trabalho
Brasil (Alagoas)	Atlântico Sul Occidental	-9.000000 -34.590000	Hap1	KY402301.1- KY402304.1
Brasil (Sergipe)	Atlântico Sul Occidental	-10.998730 -37.041030	Hap1; Hap2; Hap55; Hap10	Presente trabalho
Brasil (Bahia – Salvador)	Atlântico Sul Occidental	-13.018215 -38.471057	Hap1; Hap2; Hap4; Hap19; Hap20	Presente trabalho
Brasil (Bahia – Ilhéus)	Atlântico Sul Occidental	-14.787821 -39.026876	Hap1; Hap2	Presente trabalho
Brasil (São Paulo)	Atlântico Sul Occidental	-23.506000 -45.034000	Hap1	JX124748.1
Brasil (São Paulo)	Atlântico Sul Occidental	-23.510000 -45.030000	Hap1	JN313783.1
Brasil (São Paulo)	Atlântico Sul Occidental	-23.506000 -45.034000	Hap1; Hap10	GU702371.1 - GU702372.1 GU702374.1

(Lat= Latitude; Long= Longitude)

APÊNDICE B– AMOVA TRANSOCEÂNICA DE COI de *C. hippos*

Diferentes cenários da AMOVA para dados globais do marcador Citocromo Oxidase Subunidade I (COI; mtDNA) de *C. hippos*.

Cenários	Fonte de variação	Porcentagem de Variação	Índices de fixação
Um grupo	Entre Populações	4,05	$F_{ST} = 0,04$
	Dentro de Populações	95,95	
1) Atlântico Norte 2) Golfo do México 3) Mar do Caribe 4) Atlântico Sudoeste	Entre Grupos	13,52	$F_{SC} = -0,033$
	Entre Populações dentro de Grupos	-2,88	$F_{ST} = 0,11$
	Dentro de Populações	89,36	$F_{CT} = 0,13^*$
	Entre Grupos	21,66	$F_{SC} = -0,027$
1) Atlântico Norte + Golfo do México 2) Mar do Caribe + Atlântico Sudoeste	Entre Populações dentro de grupos	-2,08	$F_{ST} = 0,19$
	Dentro de Populações	80,42	$F_{CT} = 0,22^*$
1) Atlântico Norte 2) Golfo do México + Mar do Caribe + Atlântico Sudoeste	Entre Grupos	20,2	$F_{SC} = -0,13$
	Entre Populações dentro de grupos	-1	$F_{ST} = 0,19$
	Dentro de Populações	80,88	$F_{CT} = 0,20^*$

*valores significativos ($p < 0,05$).

APÊNDICE C – ANÁLISE DE DISTRIBUIÇÃO *MISMATCH* DE *C. hippos*

Análise demográfica de distribuição *Mismatch* para dados globais (COI), regionais (RC e S7) e de cada linhagem mitocondrial de *C. hippos*. A linha sólida azul representa os valores observados nos presente dados (Obs); a linha vermelha representa as frequências esperadas sob o modelo *Constant Population Size* (Const.); a linha amarela representa as frequências esperadas sob o modelo *Growth Decline* (Gro.Dec). (a) Global — COI; (b) Nordeste — RC; (c) Nordeste — S7; (d) Linhagem A — COI; (e) Linhagem B — COI; (f) Linhagem A — RC; (g) Linhagem B — RC.

